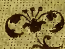
Dr. med. L. Michaelis

Compendium

der

Entwickelungsgeschichte



LEIPZIG
Verlag von Georg Thieme


22200195336

Compendium

der

Entwickelungsgeschichte des Menschen

mit Berücksichtigung

der Wirbeltiere

von

Dr. L. Michaelis
prakt. Arzt.

Mit 50 Figuren im Text und 2 Tafeln.

Berlin 1898
Verlag von Boas und Hesse
NW., Marienstr. 31.



Vorwort.

Schon seit längerer Zeit habe ich mich überzeugen können, dass das Bedürfnis nach einer kurzen Darstellung der Entwickelungsgeschichte vorhanden ist. Es bestehen ja jetzt in allen Disciplinen neben den Lehrbüchern Compendien, die dem Studierenden die Uebersicht erleichtern und eine schnelle Orientierung über Dinge ermöglichen, die man aus einem grösseren Lehrbuch sich mühsam zusammensuchen muss. Gerade die Entwickelungsgeschichte ist ein Gebiet, welches bei den Medicinern mehr und mehr an Interesse gewinnt, und wenn doch noch ein ziemlich grosser Teil der Studierenden sie noch sehr vernachlässigt, so liegt das daran, dass diese Disciplin, die von dem angehenden Arzt doch nur als ein Anhang zur Anatomie betrachtet werden kann, noch keine kurze, auf schnelle Orientierung berechnete Darstellung erfahren hat.

Ob der Verfasser mit vorliegendem Büchlein diesem Bedürfnis gerecht geworden ist, kann nur der Erfolg lehren. Er hat sich bemüht, überall eine knappe, aber doch hinreichend erschöpfende

Darstellung der Entwickelungsgeschichte zu geben unter genügender Berücksichtigung der vergleichenden Embryologie der Wirbeltiere, welche erst so recht der Schlüssel zum Verständnis der anatomischen Thatsachen ist.

Durch eine Anzahl von Abbildungen wird das Verständnis des Textes erleichtert werden. Jede der beiden beigegebenen Tafeln betrachte man auch in Zusammenhang mit den dazugehörigen Erklärungen als ein zusammenhängendes Ganze; an ihrer Hand kann der, der die Entwickelungsgeschichte schon einigermassen beherrscht, die ersten Stadien des Embryo rasch durchfliegen.

Für die treffliche Ausführung der von mir entworfenen Zeichnungen bin ich Herrn Dr. P. Meissner zu Dank verpflichtet.

Berlin, im Mai 1898.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Die Aufgabe der Entwickelungsgeschichte ist es, alle die Veränderungen zu beschreiben, welche das Individuum durchmacht, um aus dem ursprünglichsten Zustand in den zu gelangen, wie er in der Anatomie als der normale, ausgebildete beschrieben wird.

Wie alle Lebewesen aus Zellen bestehen, so ist auch der Ausgangspunkt aller Lebewesen eine Zelle, die sich von dem elterlichen Organismus abgelöst hat, die Keimzelle. Bei vielen niederen Organismen entwickelt sich das Individuum aus einer einzigen, von einem elterlichen Organismus herstammenden Keimzelle; das ist die ungeschlechtliche Fortpflanzung. Bei den meisten höheren Tieren und im Besonderen stets bei den Wirbeltieren, mit denen wir es vorzüglich zu thun haben, ist der Ausgangspunkt des Individuums eine durch Verschmelzung zweier, von verschiedenen Individuen herstammender Keimzellen entstandene Zelle: geschlechtliche Fortpflanzung. Diese beiden Keimzellen unterscheiden sich wesentlich von einander: die vom mütterlichen Orga-

nismus stammende Eizelle ist im allgemeinen sehr gross, unbeweglich und hat in Gestalt des Dotters ein Nährmaterial für den künftigen Embryo in sich aufgespeichert. Die vom väterlichen Organismus stammende Keimzelle, der Samenkörper (Samenfaden, Spermatozoon), ist dagegen eine äusserst kleine Zelle mit lebhafter Eigenbewegung, infolge deren sie die Thätigkeit besitzt, die Eizelle aufzusuchen und sich mit ihr zu vermischen.

Wenn die folgenden Darstellungen auch hauptsächlich die Entwickelungsgeschichte des Menschen zum Gegenstand haben, so ist es doch notwendig, häufig die der niederen Wirbeltiere zum Vergleich heranzuziehen, aus zwei Gründen. Einmal ist das Material junger menschlicher Embryonen sehr gering, gerade die allerersten Stadien fehlen uns so gut wie ganz, zweitens — und das ist der wichtigere Grund — sind die Entwickelungsvorgänge beim Menschen so compliciert, dass ihr Verständnis durch die Vergleichung der einfacheren Vorgänge bei niederen Wirbeltieren bedeutend erleichtert wird. Sind doch die niederen Wirbeltiere als die Vorläufer der höheren zu betrachten; nicht als ob die höheren direkt aus den niederen hervorgegangen sind, aber es ähneln doch die heut lebenden niederen Wirbeltiere ihren Urahnen noch mehr als die höheren.

Das Schema für den Bau des Wirbeltierleibes ist (Fig. 1): zwei in einander gesteckte Röhren, die Leibeshöhle und das Darmrohr; an der dorsalen Seite des Leibes von vorn nach hinten verlaufend das Nervenrohr als Centralnervensystem, ventral von diesem die Chorda dorsalis als Axenskelett.

Das niederste Wirbeltier, in dem dieses Schema am einfachsten verkörpert ist, ist der Amphioxus lanceolatus. Die Chorda dorsalis ist bei ihm zeitlebens das einzige Axenskelett; das Nervenrohr endet vorn und hinten spitz, es besteht noch keine Differenzierung zwischen Gehirn und Rückenmark, dementsprechend hat es auch keinen besonders ausgebildeten Kopf, es ist ein **acraniotes** Wirbeltier.

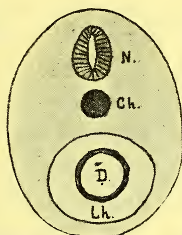


Fig. 1.
Schematischer Querschnitt durch den Wirbeltierkörper.
N. Nervenrohr D. Darmrohr
Ch. Chorda dorsalis Lh. Leibeshöhle

Ihm gegenüber stehen alle die anderen, **cranioten** Wirbeltiere. Bei ihnen endet das Nervenrohr vorn mit einer Anschwellung, dem Gehirn. Ihm entsprechend bildet sich der vorderste Abschnitt des Leibes zu dem complicierter gebauten Kopfe um, an dem sich auch die höheren Sinnesorgane anlegen. Mit Ausnahme der niedersten Klasse erhalten sie an Stelle der Chorda dorsalis späterhin die Wirbelsäule als Axenskelett.

Die niederste Klasse der cranioten Wirbeltiere sind die Cyclostomen, die sich durch eine unpaare Nasenöffnung von allen höheren Wirbeltieren unterscheiden. Dann folgen die Fische, von denen be-

sonders die Selachier (Rochen und Haie) wegen ihres primitiven Baues bedeutsam sind. Die nächst höhere Klasse ist die der Amphibien, deren Entwickelungsgeschichte uns ganz besonders den Schlüssel für die der höheren Tiere giebt, namentlich mit Bezug auf die ersten Stadien.

Die Embryonen der bisher genannten Wirbeltiere schwimmen frei im Wasser und besitzen keine besonderen Hüllen; man fasst sie deshalb als **Anamnia** zusammen. Ihnen gegenüber stehen die höher organisierten **Amnioten**, deren Eier ausser dem eigentlichen Embryo auch noch die Hüllen für denselben liefern, welche nur während der Embryonalzeit eine Funktion besitzen und später abgestossen werden. Dahin gehören die **Reptilien**, **Vögel** und **Säugetiere**, zu denen man auch den **Menschen** zu rechnen hat.

I. Die Keimzellen.

A. Das Ei.

Das Organ, in welchem sich das Ei ausbildet, ist das Ovarium. Es besteht bei den Säugetieren aus einer Rindenschicht und einer Markschicht. Die letztere ist bindegewebig, von glatten Muskelfasern und starken Gefässen durchzogen. Die Rindenschicht besteht aus einer bindegewebigen Grundlage, in welcher die Graafschen Follikel eingebettet sind.

Ueberzogen ist der Eierstock mit Ausnahme des Hilus vom Peritoneum, dessen oberflächlichste Schicht das Peritonealepithel bildet. Dieses besteht hier nicht aus platten, sondern cylindrischen Zellen, dem sog. Keimepithel. Es ist, wie wir später noch sehen werden, die Matrix für die Follikelzellen und die Eier.

Unter dem Epithel liegt der bindegewebige Teil des Peritoneums, der auch als Albuginea bezeichnet wird.

Unter dieser Schicht folgt die eigentliche Rindenzone, in welcher die Follikel liegen.

Ein Graafscher Follikel besteht anfänglich aus vielen Zellen (epithelialen Ursprunges), welche durch eine bindegewebige Hülle, der Theca folli-

culi gegen die Umgebung abgegrenzt ist. Unter den Follikelzellen ragt eine durch ihre Grösse hervor, die **Eizelle**.

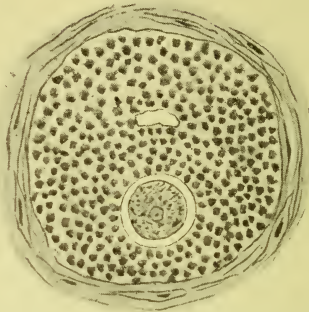


Fig. 2.
Unreifer Graaf'scher Follikel aus dem Eierstock eines Säugetiers.

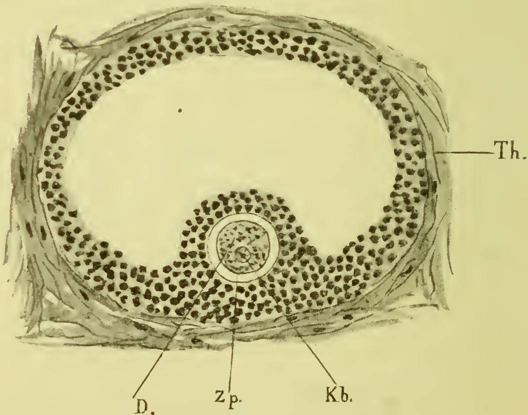


Fig. 3.
Sprungreifer Graaf'scher Follikel aus dem Eierstock eines Säugetiers.

D. Dotter. Zp. Zona pellucida.
Kb. Keimbläschen. Th. Theca follicula.

Späterhin bildet sich mitten im Follikel ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum aus, der schliesslich so gross wird, dass die Zellen nur noch als die Wand einer mit Flüssigkeit gefüllten Blase erscheinen. Diese Wand ist an einer Stelle verdickt und springt in das Lumen vor, den Cumulus proligerus bildend. Er trägt das Ei.

Die Flüssigkeitsansammlung im Follikel wird schliesslich so gross, dass die Wand der Blase platzt und das Ei herausspringt.

Das Ei der Säugetiere und des Menschen ist im ausgewachsenen Zustande etwa so gross wie ein feinstes Sandkörnchen. Da es eine Zelle ist, besteht es aus einem Zellleib und einem Zellkern. Ausserdem haben alle reifen Eier eine Membran.

Der Zellleib besteht aus Protoplasma, jener für alle Zellen charakteristischen Substanz, und in ihm eingelagert sind kleinere und grössere Dotterkörnchen (Deutoplasma), welche dem Embryo zur Nahrung dienen sollen.

Der Zellkern heisst hier auch Keimbläschen. Er bildet ein rundes Bläschen, dessen Inhalt aus dem Kerngerüst und dem Kernsaft besteht. Im Keimbläschen liegt ferner immer ein grosses Kernkörperchen, auch Keimfleck genannt.

Die Membran des Eies ist ein durchsichtiges Häutchen (Zona pellucida), welches eine radiäre Streifung erkennen lässt. Nach dem Herausspringen des Eies aus dem Follikel bleibt der Membran meist ein Kranz von Follikelzellen anhaften.

Die Eier anderer Wirbeltierklassen sind anders gebaut. Von den verschiedenen Typen sei herausgegriffen das Ei des Frosches und das des Huhnes.

Das der Reife nahe Froschei ist eine etwa 2 mm im Durchmesser messende Kugel, deren eine Hälfte an der Oberfläche schwarz pigmentirt ist, deren andere Hälfte hingegen gelblich-weiss erscheint. Die Mitte der schwarzen Hälfte nennt man den

animalen Pol, die Mitte der weissen Hälfte den vegetativen Pol. Eine die beiden Pole verbindende Linie ist die Eiaxe.



Fig. 4.
Schnitt durch ein unreifes Froschei mit Keimbläschen und zahlreichen Kernkörperchen.

Der Zellenleib des Eies enthält zahlreiche Dotterplättchen, welche in der vegetativen Hälfte viel zahlreicher angehäuft sind, als in der animalen. Umgekehrt enthält die animale Hälfte den grössten Teil des Protoplasmas. Da die Dottersubstanz specifisch schwerer ist als das Protoplasma, so dreht sich, wenn das Ei ins Wasser kommt, der animale, schwarze Pol stets nach oben.

Der Zellkern ist ein grosses Bläschen, welches eine grosse Zahl von Kernkörperchen enthält. Er liegt nicht im Centrum der Eikugel, sondern mehr nach dem animalen Pol zu.

Das Ei besitzt eine ganz feine, structurlose Membran und eine accessorische Gallerthülle, welche ein Secret des Eileiters ist.

Das Hühnerei besteht zum grössten Theil aus Dottermaterial, von dem man zwei Arten unterscheiden kann: den gelben und den weissen Dotter. (Nicht zu verwechseln mit dem Weissei!)

Das Protoplasma beschränkt sich auf einen kleinen Bezirk, den man die Keimscheibe nennt. Da sie specifisch leichter ist als der Dotter, dreht

sie sich bei Bewegungen des Eies immer nach oben. Sie enthält auch das Keimbläschen.

Der weisse Dotter findet sich als ein Polster unterhalb der Keimscheibe und erstreckt sich von hier bis in die Mitte des Eies, wo er eine kolbige Figur (Latebra) darstellt; ausserdem bildet er um diese herum mehrere concentrische Kugelschalen. Zwischen diesen liegt der gelbe Dotter.

Der gelbe Dotter besteht aus ziemlich grossen, feinkörnigen Kügelchen, der weisse aus kleineren Kügelchen und Conglomeraten von solchen.

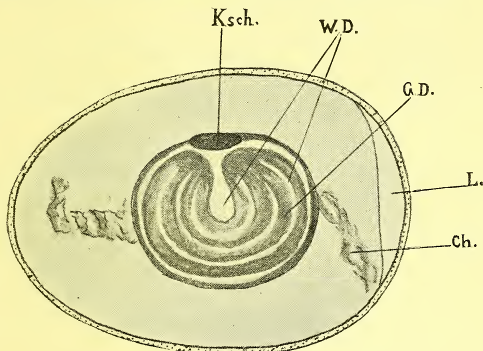


Fig. 5.
Schnitt durch ein erhärtetes Hühnerei.
GD. Gelber Dotter. WD. Weisser Dotter.
L. Luftkammer. Ksch. Keimscheibe.

Umgeben ist die Eizelle von der Dotterhaut. Als accessorische Hüllen bekommt das Ei im Eileiter

1) Das Weissei. Dies bildet im Besonderen noch zwei stark aufgerollte Schnüre, welche sich an die Enden des grössten Durchmessers des Eies ansetzen, die Chalazen.

2) Die Faserhaut.

3) Die Kalkschale.

Alle diese Häute sind für Luft durchgängig. Am stumpfen Pol liegt eine grosse Luftblase, die

Luftkammer, zwischen dem Weissei und der Faserhaut.

Nachdem wir so mehrere verschiedene Eier kennen gelernt haben, ist es leicht, eine Anzahl von Typen zu unterscheiden.

Zunächst trennen wir die Eier mit gleichmässig verteiltem Dotter von den Eiern mit ungleichmässig verteiltem Dotter.

Zu der ersten Gruppe gehören die Eier der Säugetiere und vor allem die des Amphioxus lanceolatus.

Ungleichmässig verteilt kann der Dotter auf zweierlei Weise sein.

1) Das Ei ist polar differenziert. Der protoplasmareichere Teil nimmt entweder die obere Hälfte des Eies ein (Amphibien) oder er bildet nur eine flache Keimscheibe. (Fische, Reptilien, Vögel).

2) Das Protoplasma bildet eine Schale um das dotterreiche Centrum. (Insecten). (Eier mit mittelständigem Dotter).

Bei einigen Würmern kommen die sog. zusammengesetzten Eier vor, das sind Complexe von Zellen, von denen die eine zum Embryo wird, während die anderen diesem vermöge ihres Dotterreichtums zur Nahrung dienen.

B. Das Spermatozoon.

Der Samenfaden oder das Spermatozoon wird im Hoden gebildet. Der Hoden besitzt eine derbe, bindegewebige Hülle, die Albuginea, an deren Oberfläche eine Schicht flacher Zellen liegt, die vom Peritonealepithel abstammen.

Die Samenfäden werden in den Tubuli contorti des Hodens gebildet. Diese bestehen aus einer glashellen Membrana propria und einem vielschichtigen Epithel. Im Ruhezustande sind an den einzelnen Schichten desselben keine wesentlichen Diffe-

renzen vorhanden. Während der Zeit der Spermatogenese aber unterscheiden wir folgende Schichten:

1) Die Randzone, welche der Membrana propria unmittelbar aufsitzt. Sie besteht aus zwei Arten von Zellen, den Spermatogonien und den Sertolischen Zellen. Letztere sind lang ausgezogene Zellen, welche der Membrana propria mit breiter Basis aufsitzen und in regelmässigen Abständen zwischen den Spermatogonien liegen.

Die Spermatogonien oder Ursamenzellen sind die Bildungszellen der Samenfäden. Sie teilen sich auf mitotischem Wege in je zwei Zellen, von denen die eine in der Randzone liegen bleibt, um späterhin sich wiederum auf dieselbe Weise zu teilen. Die andere Zelle rückt mehr nach dem Lumen des Samenkanälchens zu. Die Gesamtheit dieser Zellen bildet

2) die Schicht der Samenmutterzellen. Diese teilen sich wiederum in zwei, und jede der beiden Teilzellen bald darauf wieder, so dass aus einer Samenmutterzelle 4 junge Zellen entstehen, welche man als

3) Spermatiden oder Samenzellen bezeichnet. Jede derselben bildet sich direkt in einen Samenfaden um, und zwar bildet sich der Kopf aus dem Kern oder genauer aus dem Chromatin des Kernes, indem dieses sich zu einem erst dicken, unregelmässig begrenzten, später schlankeren Körper anordnet. An das hintere Ende des Kopfes schliesst sich das Mittelstück an, dessen Herkunft noch nicht ganz sicher ist, und an dieses der aus dem Protoplasma der Spermatide entstandene Schwanzfaden. Die jungen Spermatozoen ordnen sich dann in Häufchen derart an, dass ihre Köpfe alle nach einer Sertolischen Zelle sich hinstrecken und die Schwänze ins Lumen der Hodenkanälchen hineinragen.

Die Flüssigkeit, in welcher im entleerten Samen die Samenfäden suspendiert sind, stammt zum grossen Teil aus den Samenblasen und der Prostata.

Die Spermatozoen verschiedener Tierklassen unterscheiden sich von einander bei weitem nicht so stark wie die Eier. Alle sind im Verhältnis zum Ei verschwindend kleine Gebilde. Sie haben eine lebhafte Eigenbewegung, welche durch ein peitschenartiges Schlagen des Schwanzes hervorgebracht wird.

Der Samenfaden besteht also aus 3 Teilen:

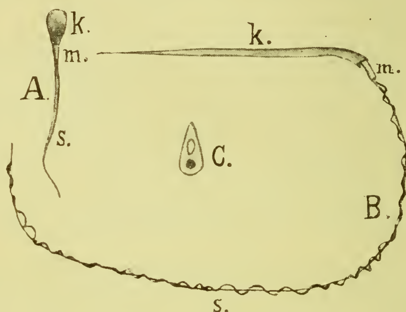


Fig. 6. Spermatozoën
A. vom Stier.
B. vom Salamander.
C. von Ascaris megalocephala.
k Kopf.
m Mittelstück.
s Schwanzfaden.

1) Dem Kopf. Er hat beim Menschen eine abgeplattet birnförmige Gestalt. Bei den Amphibien bildet er einen langen, vorn zugespitzten (mit einem „Spiess" versehenen) Faden.

2) Dem Mittelstück (Verbindungsstück). Bei den höheren Tieren ist es ausserordentlich klein, bei den Amphibien dagegen leicht zu sehen.

3) Dem Schwanz. Er besteht aus einem langen Faden, welcher bei vielen Tieren (Amphibien) mit einer undulierenden Membran versehen ist. Das ist ein flossenartiger Anhang, welcher den ganzen Schwanzfaden begleitet, indem er mehrere Spiralwindungen um ihn beschreibt. An seinem freien

Saum laufen im lebenden Zustande sehr zierliche Wellenbewegungen ab.

Im Allgemeinen sind die Samenfäden verschiedener Tierklassen einander so ähnlich, dass z. B. der eines Seeigels und eines Menschen sich ausserordentlich wenig unterscheiden. Um so auffallender ist eine Besonderheit der Samenfäden bei Spulwürmern, insbesondere dem Pferdespulwurm, Ascaris megalocephala, welcher in der Geschichte der Embryologie eine grosse Bedeutung erlangt hat. Hier hat der Samenkörper die Form eines Gewehrprojectils; in seinem Innern ist ein Kern und ein eigenthümlicher, stark glänzender Körper. Das bei der wurmartigen Bewegung vorangehende Ende ist das stumpfe.

II. Die Reifung des Eies.

Das Ei ist in dem Zustande, wie es oben beschrieben worden ist, noch nicht befruchtungsfähig. Die Veränderungen, welche es noch zu diesem Zweck durchzumachen hat, nennt man die **Reifungserscheinungen**. Sie bestehen in Folgendem:

1) Das Keimbläschen nimmt ganz bedeutend an Grösse ab, indem nur ein Teil seines Chromatins erhalten bleibt und der Kernsaft und der Keimfleck verschwindet.

2) Dieses übrig gebliebene Chromatin wandelt sich in eine karyokinetische Figur um, welche dicht unter die Oberfläche des Eies rückt und zu einer Teilung des Eies führt. (Fig. 7,b). Dabei teilt sich aber nur die Kernsubstanz in zwei gleiche Hälften; die Teilprodukte des Zellenleibes sind von ganz ungleicher Grösse. Die kleinere Zelle nennt man das erste Richtungskörperchen. Man spricht wegen seiner Kleinheit im Verhältnis zum Ei auch von der Abknospung oder Ausstossung

des Richtungskörperchens. Manchmal teilt sich dieses nachträglich in zwei Zellen.

3) Das in dem Ei zurückgebliebene Chromatin bildet sich nicht wieder zu einem ruhenden Kern um, sondern verwandelt sich sofort wieder in eine karyokinetische Figur, welche zur Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens führt, genau in derselben Weise wie das erste Mal. (Fig. 7,c).

4) Das im Ei zurückbleibende Chromatin wandelt sich in einen kleinen Kern um, den man zum Unterschiede von dem Keimbläschen den Eikern oder den weiblichen Vorkern nennt. (Fig. 7,d).

Das Ei hat infolge der zweimaligen Halbierung des Kerns nur noch den vierten Teil des Chromatins, das es vor der Ausstossung der Richtungskörperchen hatte; dagegen hat es an Protoplasma nur ausserordentlich wenig verloren.

Der Name Richtungskörperchen ist deshalb gewählt, weil die Stelle der Eiperipherie, an welcher sie sich abschnüren, die Richtung der ersten Furche bestimmt, welche späterhin nach der Befruchtung das Ei durchschneidet. Diese Stelle ist bei den polardifferenzierten Eiern immer der animale Pol.

Die Zeit, zu welcher die Ausstossung der Richtungskörperchen stattfindet, ist bei verschiedenen Tierklassen verschieden. Bei manchen erlangt das Ei noch im Ovarium seine völlige Reife; bei den Wirbeltieren wird meistens das erste Richtungskörperchen ausgestossen, bald nachdem das Ei den Eierstock verlassen hat, das zweite Richtungskörperchen erst unmittelbar nach dem Eindringen des Spermatozoon in das Ei.

III. Die Befruchtung.

Die Befruchtung besteht im wesentlichen in dem Eindringen des Spermatozoon in das Ei und

der Vermischung der Kernbestandteile der beiden Keimzellen, also des Spermatozoënkopfes und des Eikernes. Zu diesem Zwecke ist es notwendig, dass die Keimzellen beider Geschlechter in innige Berührung mit einander kommen. Je nachdem dies nun innerhalb oder ausserhalb der weiblichen Genitalien geschieht, spricht man von einer äusseren oder inneren Befruchtung.

Die äussere Befruchtung findet ausser bei vielen wirbellosen Tieren bei den meisten Fischen statt. Das Weibchen entleert seine Eier, und das Männchen ergiesst sein Sperma über den Laich.

Bei den Fröschen umklammert während der ganzen Brunstzeit das Männchen den Rücken des Weibchens und spritzt auf die abgehenden Eier das Sperma. Das ist also eine modificierte äussere Befruchtung.

Die innere Befruchtung wird auf ganz verschiedenen Wegen zu Stande gebracht. Beim Axolotl z. B. entleert das Männchen kleine Pakete von Spermatozoen in einer Hülle, die Spermatophoren, welche innerhalb der weiblichen Genitalien ein Samenreservoir für längere Zeit darstellen.

Bei den höheren Wirbeltieren werden die äusseren Genitalien beider Geschlechter in eigentümlicher Weise umgebildet, und die Befruchtung ist bei ihnen stets eine Folge der Begattung.

Auch bei denjenigen Tieren, bei welchen eine innere Befruchtung stattfindet, ist es zum Zustandekommen der Befruchtung nicht notwendig, dass sich die Geschlechtsprodukte gerade in den weiblichen Genitalien mischen; wenn das Ei im Stande ist, sich ausserhalb des mütterlichen Uterus zu entwickeln, so kann man auch mit Erfolg eine künstliche Befruchtung ausführen, indem man die Geschlechtsproducte der getöteten Tiere auffängt und vermischt.

Der Process der Befruchtung lässt sich am leichtesten an den kleinen, durchsichtigen Eiern der

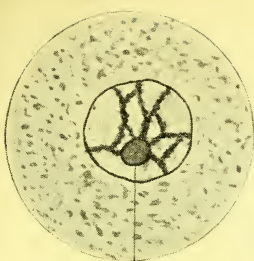
Echinodermen (Seeigel, Seesterne) studieren. Man mischt die Geschlechtsproducte in Seewasser und beobachtet unter dem Mikroskop, wie eine Menge von Spermatozoen sich dem Ei nähert. Dasjenige Spermatozoon, welches das Ei zuerst erreicht hat, bohrt sich mit dem vordersten Ende des Kopfes in das Ei ein und gelangt so in das Innere des Dotters*). Gleichzeitig hebt sich eine Membran, die Dotterhaut, vom Ei ab, es entsteht ein Zwischenraum zwischen ihr und dem Ei, welcher mit einer wässrigen Flüssigkeit gefüllt ist. Dadurch wird das weitere Eindringen von Spermatozoën verhindert.

Der eingedrungene Samenfaden macht nun im Innern des Eies eigentümliche Veränderungen durch. Sehr bald hat er für den Beobachter seine ursprüngliche Gestalt verloren, man sieht an seiner Stelle einen bläschenförmigen Kern, den Spermakern oder den männlichen Vorkern. (Fig. 7e). Um diesen ordnet sich das Protoplasma des Eies in Form einer regelmässigen Strahlung an, welche sich anfangs nur auf die nächste Umgebung des Spermakernes beschränkt, später aber sich bis an die Peripherie des Eies erstreckt. Gleichzeitig wandern der Spermakern und der Eikern einander entgegen; die Strahlung bewegt sich dabei immer derart mit, dass der Spermakern stets fast genau den Mittelpunkt derselben einnimmt. Schliesslich, bei weiterer Annäherung verschmelzen die beiden Vorkerne zu einem einzigem, dem sog. Furchungskern, der jetzt im Mittelpunkt der immer stärker gewordenen Strahlung liegt. (Fig. 7,f).

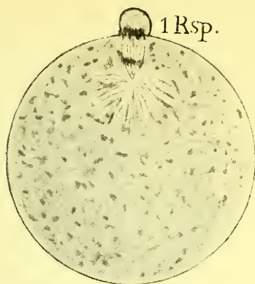
Alle diese Vorgänge kann man am lebenden Ei verfolgen. Noch genauere Aufschlüsse erhält man aber an fixierten und gefärbten Präparaten. Vor allem kann man mit ihrer Hilfe die Umwandlung des Spermatozoons in den Spermakern genauer

---

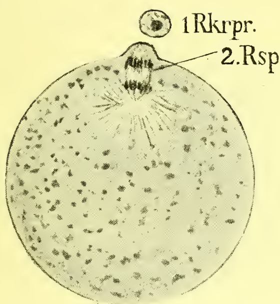
*) Unter „Dotter“ im weiteren Sinn versteht man den gesammten Zellkörper des Eies.



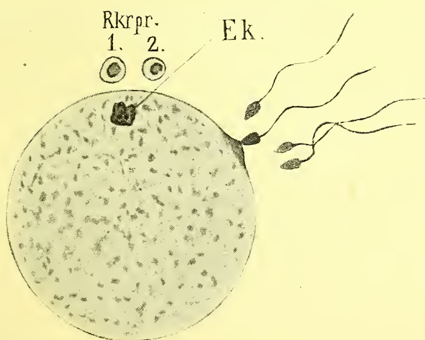
a.



b



c.



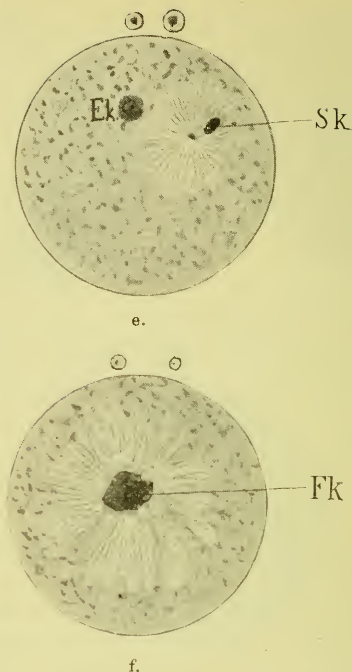


Fig. 7. Schema der Reifung und Befruchtung des Eies.
Kf. Keimfleck. 1., 2. Rsp. 1., 2. Richtungsspindel. 1., 2. Rkrpr. 1., 2. Richtungskörperchen. Sk. Spermakern. Fk. Furchungskern. Ek. Eikern.

verfolgen. Es ergiebt sich dabei, dass der Spermakern nur aus dem Kopfe des Spermatozoon entsteht, und dass er eine Drehung macht. Während nämlich gleich nach dem Eindringen des Samenfadens natürlich der Kopf vorangeht, hinter ihm das Mittelstück und der Schwanz liegt, dreht sich der eingedrungene Samenfaden bald so, dass das Mittelstück vorangeht. Der Schwanzfaden wird gleichzeitig vollkommen resorbiert, so dass von ihm keine Spur übrig bleibt.

Ferner erkennt man, dass die beschriebene

Protoplasmastrahlung nicht um den Spermakern, sondern um das Mittelstück herum entsteht.

Sehr frühzeitig aber ist das Mittelstück als solches verschwunden, und an seiner Stelle sieht man oft im Centrum der Strahlung ein ausserordentlich kleines Körnchen, welches eine specifische Färbungsreaction giebt, das Centrosoma. Die Bedeutung desselben ist noch zweifelhaft. Die einen halten es wie den Zellkern für einen wichtigen Bestandteil der Zelle, (besonders für die Teilungsfähigkeit der Zelle) und meinen, dass es im Mittelstück des Samenfadens verborgen gewesen sei; andere halten es nur für eine stark comprimierte Stelle des Eiprotoplasma.

Wenn die beiden Vorkerne am lebenden Ei schon verschmolzen erscheinen, ist an gefärbten Präparaten an dem scheinbar einfachen Furchungskern noch ein kleinerer, vom Spermakern stammender, und ein grösserer, vom Eikern stammender Abschnitt zu unterscheiden.

Mit der Verschmelzung der Vorkerne (Copulation) hat die eigentliche Befruchtung ihr Ende erreicht.

Bei den Seeigeln ist das Eindringen nur eines Samenfadens durchaus die Regel. Polyspermie ist bei ihnen stets pathologisch und kann künstlich hervorgerufen werden (durch Narcotica, Wärme). Bei grossen, dotterreichen Eiern ist dagegen das Eindringen einer ganzen Anzahl von Spermatozoen nicht als pathologisch anzusehen. Dagegen gelangt normalerweise auch bei diesen Eiern immer nur ein einziger Spermakern zur Copulation mit dem Eikern, während die anderen, die sog. Nebenspermatozoën, zu Grunde gehen.

Die **Bedeutung** der einzelnen Vorgänge bei der Befruchtung können wir hier nur kurz berühren, weil sie in das Gebiet der Hypothese übergreifen.

Da die Erfahrung lehrt, dass das Kind sowohl vom Vater wie von der Mutter Eigenschaften erben

kann, so folgt daraus, dass der Träger der Vererbung nur ein Stoff sein kann, der sowohl im Spermatozoon wie im Ei enthalten ist. Da aber der wesentlichste Teil des Spermatozoon der aus Chromatin bestehende Kopf ist (der Schwanz ist offenbar nur ein Bewegungsorgan), so muss das **Chromatin der Träger der Vererbung** sein.

Ueber die Bedeutung der Richtungskörperchen erhalten wir ein eigentümliches Licht durch die Kenntnis der Thatsache, dass die sich parthenogenetisch, d. h. ohne Befruchtung, entwickelnden Eier mancher Arthropoden nur das erste Richtungskörperchen ausstossen. Offenbar also wird bei den anderen Eiern mit dem zweiten Richtungskörperchen etwas ausgestossen, was der Samenfaden erst wieder in das Ei hineinbringen muss, um die Vermehrungsfähigkeit des Kernes der Eizelle wiederherzustellen.

Was ist aber die Bedeutung des ersten Richtungskörperchens? Darüber giebt die merkwürdige Thatsache Aufschluss, dass vor der Ausstossung des ersten Richtungskörperchens eine Verdoppelung der Zahl der Chromosomen der Richtungsspindel (d. i. der karyokinetischen Figur, welche zur Ausstossung des ersten Richtungskörpers führt) stattfindet. Durch die Abschnürung des ersten Richtungskörperchens wird diese Verdoppelung wieder auf die ursprüngliche Zahl reduciert, da die Hälfte der Chromosomen dem Richtungskörperchen zufällt.

Durch die Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens wird die ursprüngliche Zahl der Chromosomen sogar halbiert, und erst durch das vom Spermatozoon eingeführte Chromatin wieder ergänzt.

Das Spermatozoon seinerseits macht während seiner Entwicklung einen ganz ähnlichen Process der Chromatinreduction durch. In den Samenmutterzellen ist nämlich die Zahl der Chromosomen ebenfalls verdoppelt gegenüber der der Spermatogonien.

Da sich die Mutterzellen zweimal hinter einander teilen und 4 Samenzellen liefern, so wird bei der ersten Teilung die ursprüngliche Zahl der Chromosomen wiederhergestellt, bei der zweiten Teilung halbiert. Der Unterschied gegenüber dem Ei ist nur, dass alle Teilzellen zu Samenfäden werden, aber nur eine Teilzelle ein wohl entwickeltes Ei wird, während die anderen nur rudimentär, als Richtungskörper kurze Zeit erhalten bleiben.

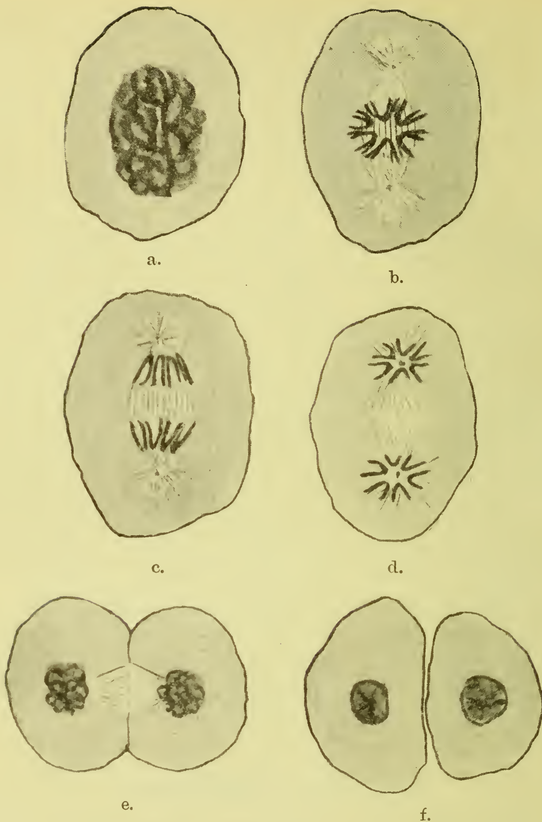
Es enthält also das reife Ei, wie das reife Spermatozoon, nur die Hälfte des zur Entwicklung notwendigen Chromatins. Durch die Befruchtung wird bewirkt, dass der Furchungskern das Chromatin zweier Individuen gemischt enthält, und dass daher der Embryo die Eigenschaften zweier Individuen erbt. Es ist dadurch für den Embryo eine grössere Möglichkeit der Variation gegeben, als wenn er alle Eigenschaften eines elterlichen Individuums erbte, und in der grösseren Möglichkeit der Variation liegt auch der Zweck — oder sagen wir besser: der Nutzen der Befruchtung.

Darin liegt auch der Grund dafür, dass die meisten zwittrigen Tiere (z. B. viele Schnecken) sich gegenseitig befruchten, statt ihre eigenen Eier mit ihren eigenen Spermatozoen zu befruchten.

IV. Die Furchung.

Wir haben das Ei auf einem Stadium verlassen, wo es einen durch Verschmelzung des Eikernes und des Spermakernes entstandenen Furchungskern enthielt. Darauf folgt sehr bald eine typische karyokinetische Teilung der Eizelle, an der wir mehrere Stadien unterscheiden können (Fig. 8):

1) Der Furchungskern wandelt sich in einen Knäuel um (a). Gleichzeitig bildet sich eine Spindelfigur, welche aus den sog. Lininfäden besteht.



Figur 8.
Schema der Karyokinese.

An den Polen der Spindel liegt je ein Centrosoma, welches gleichzeitig der Mittelpunkt einer stark entwickelten Protoplasmastrahlung (der Attractionssphäre) ist. Die beiden Centrosomen sind höchstwahrscheinlich durch Teilung aus dem einen, vom Mittelstück des Spermatozoon herstammenden Centrosoma entstanden.

2) Der Knäuel zerlegt sich in eine Anzahl von Chromosomen, meist V-förmig gebogene Chromatinstückchen.

3) Die Chromosomen teilen sich der Länge nach und ordnen sich zu einer Aequatorialplatte um den Aequator der Spindel (b).

4) Von den je zwei durch Teilung entstandenen Chromosomen rückt das eine dem einen, das andere dem anderen Spindelpol zu. (Metakinese.) (c.)

So gruppieren sich um die Spindelpole zwei Sternfiguren (Dyaster) (d).

5) Der Zellleib schnürt sich so durch, dass der Aequator der Spindel in die Teilungsebene fällt (e). Die beiden Sterne bilden sich zu je einem ruhenden Kern um (f).

Damit ist die Teilung beendet.

Dasjenige Objekt, an welchem der Binnenländer — in Ermangelung von Seeigeln — am besten Gelegenheit hat, die Reifung, Befruchtung und Furchung zu studieren, ist der Pferdespulwurm, Ascaris megalocephala. Die weiblichen Genitalorgane bilden bei diesem Tier 2 lange, gewundene Kanäle, an deren vorderstem Ende fortwährend neue Eier gebildet werden und sich ablösen, um in den hinteren, etwas ausgeweiteten Abschnitt zu gelangen. Hier liegen schon in Mengen die auf S. 9 beschriebenen Samenkörper, zur Befruchtung bereit. Sie dringen in das Ei ein, dann erst beginnt die Bildung der beiden Richtungskörper. Der Samenkörper verwandelt sich in den Samenkern und legt sich ganz dicht an den inzwischen gebildeten Eikern, ohne mit ihm vorläufig zu verschmelzen. Dann entsteht die Furchungsspindel, welche hier im Ganzen nur 4 Chromatinschleifen enthält, je 2 vom Ei- und Samenkern herstammend.

Bei der Metakinese rücken nach jedem Pol der Spindel 2 Kernschleifen, und zwar je eine vom Eikern und vom Spermakern herstammende, so dass die beiden Tochterkerne gleich viel Chromatin vom Vater und von der Mutter erben.

Unmittelbar nach der Zweiteilung der Eizelle teilt sich in genau derselben Weise jede der beiden Teilzellen wieder in zwei; ihr folgt auf dem Fusse eine dritte Teilung, wodurch das Ei nunmehr in

8 Teilzellen zerfallen ist. Diese wiederholte Teilung nennt man Furchung, weil sie sich äusserlich durch das Auftreten von Furchen kenntlich macht. Durch immer fortgesetzte Furchung bildet das Ei schliesslich einen Zellenhaufen, den man **Morula** (Maulbeere) nennt. Im einzelnen ist die Furchung bei den verschiedenen Tierklassen verschieden.

Beim Amphioxus entstehen lauter gleich grosse Teilzellen, ebenso bei den Säugetieren.

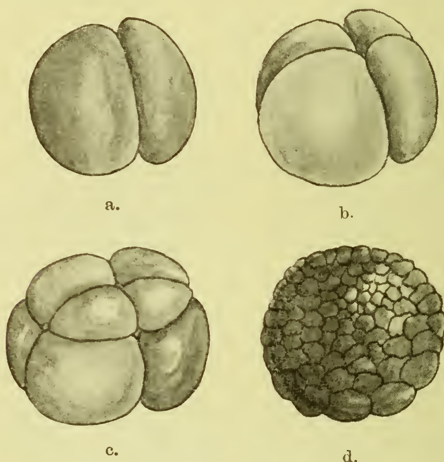


Fig. 9. Totale, inaequale Furchung.

Bei den Amphibien besteht die Morula aus ungleich grossen Zellen. Die erste Furche geht durch die beiden Eipole und zerlegt das Ei zwar in zwei gleiche Hälften. Die zweite Furche geht ebenfalls durch die Eipole und steht senkrecht auf der ersten. Sie zerlegt das Ei in 4 gleiche Hälften. Die dritte Furche liegt horizontal, aber nicht im Aequator des Eies, sondern näher dem animalen Pole zu, parallel der Aequatorialebene. Die Ursache hierfür ist, dass der Kern des Amphibieneies näher dem animalen Pole

liegt. So zerfällt das Ei in 4 kleinere, animale, und 4 grössere, vegetative Zellen. Dieser Gegensatz bleibt fernerhin bestehen. Die protoplasmareichen animalen Zellen furchen sich nun sehr rasch weiter, die mit Dottermaterial beladenen vegetativen Zellen bleiben gegen sie zurück. Die Morula des Amphibieneies besteht also aus einer ganz klein gefurchten, animalen Hälfte und einer weniger stark gefurchten, aus grösseren, dotterreichen Zellen bestehenden vegetativen Hälfte. Den Uebergang bildet die Randzone.

War schon bei den Amphibien die Ueberladung der vegetativen Hälfte des Eies mit Dottermaterial

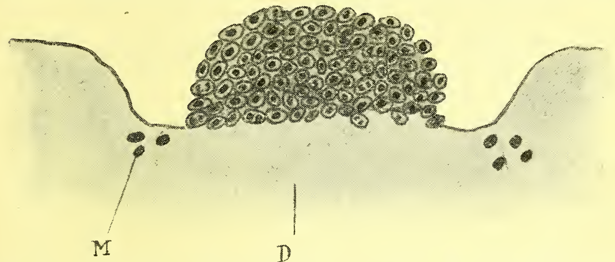


Fig. 10. Keimscheibe des Forelleneies. D. Dotter. M. Merocytenkerne.

Ursache für ein Zurückbleiben derselben in der Furchung, so ist dies noch in viel höherem Maasse der Fall bei den kolossal dotterreichen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel. Bei ihnen beschränkt sich die Furchung überhaupt auf ein kleines Gebiet um den animalen Pol herum, die Keimscheibe. Das ganze Dottermaterial hängt dieser als eine tote Last an, welche nicht im Stande ist, die Furchung mitzumachen. Die Morula besteht hier also aus einer ungefurchten Dottermasse, welcher die kleingefurchte Keimscheibe aufliegt.

Ueberblicken wir die verschiedenen Arten der Furchung, so müssen wir zuerst unterscheiden zwischen

I. der **totalen Furchung**
beim Amphioxus, den Säugetieren, Amphibien;

II. der **partiellen Furchung**
bei den Fischen, Reptilien, Vögeln.

1. Die totale Furchung liefert entweder lauter gleiche Furchungszellen:

aequale Furchung
(Amphioxus, Säugetiere);

oder ungleiche Furchungszellen:

inaequale Furchung
(Amphibien).

2. Die partielle Furchung in der Art, wie wir sie eben bei verschiedenen Klassen der Wirbeltiere kennen gelernt haben, wo sich nur die Keimscheibe furcht, heisst auch die

discoidale Furchung
(Fische, Reptilien, Vögel).

Eine andere Art der partiellen Furchung kommt bei den Eiern mit mittelständigem Dotter vor. Hier furcht sich die ganze periphere Zone des Eies:

superficiale Furchung
(Insekten).

V. Die Blastula.

Die erste Veränderung der Morula besteht in einer Ansammlung von Flüssigkeit in ihrem Innern. Man nennt sie dann Keimblase oder Blastula; ihre Höhle heisst auch die Furchungshöhle.

Je nach der Beschaffenheit der Morula ist auch die Blastula verschieden gebaut.

Die Blastula des Amphioxus ist ein mit Wasser gefülltes Bläschen, dessen Wand aus einer einfachen Lage von Zellen besteht (Fig. 11).

Die Blastula der Amphibien ist ein Bläschen, dessen Wand oben von den kleineren, animalen Zellen, unten von den grossen, vegetativen Zellen gebildet wird (Tfl. I, Fig 4). Die letzteren bilden einen stark in das Innere der Keimblase vorspringenden Wulst. Den Uebergang zwischen beiden Zellenarten vermittelt die aequatorial gelegene Randzone.

Bei der Blastula der discoidal gefurchten Eier ist die Furchungshöhle ein ganz enger Spalt zwischen einer oberflächlichen Lage von Zellen und einer tieferen, dem Dotter aufliegenden, von ihm zum Teil nicht scharf abgegrenzten Zellen.

VI. Die Gastrula und die beiden primären Keimblätter.

Die auf das Blastulastadium folgenden Veränderungen sind bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere in den Einzelheiten so verschieden, dass wir wieder beim einfachsten Repräsentanten der Wirbeltiere anfangen und allmählich zu complicierteren Verhältnissen übergehen.

I. Die Gastrula des Amphioxus.

Die Blastula des Amphioxus bestand aus einer einfachen Lage von Zellen. Diese sind aber nicht alle gleichwertig, sondern etwas polar differenziert. Die animale Hälfte der Keimblase besteht aus kleineren, dotterlosen Zellen, die vegetative aus etwas grösseren, dotterreicheren Zellen — wenn auch diese Unterschiede noch lange nicht so ausgeprägt sind wie bei den Amphibien. Die Gastrula entsteht nun aus der Blastula dadurch, dass die vegetative Seite sich abplattet und schliesslich in das Innere der Blastula hineingestülpt wird. Man kann sich

diesen Vorgang anschaulich machen, indem man einen Gummiball mit dem Finger eindrückt. Das Gebilde, welches dadurch entsteht, ähnelt einem Becher, daher auch der Name Becherlarve für Gastrula. Sie hat aber eine doppelte Wandung. Die äussere Lage von Zellen stellt das primäre **äussere Keimblatt** (das **Ektoderm**, den **Ektoblast**), die innere das primäre **innere Keimblatt** (das **Entoderm**, den **Entoblast**) dar. Die Oeffnung des Bechers heisst der **Urmund**. An ihm gehen die beiden Keimblätter

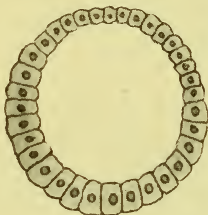


Fig. 11. Blastula des Amphioxus.

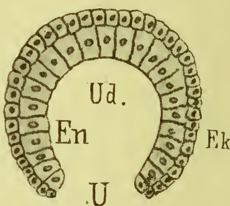


Fig. 12. Gastrula des Amphioxus. Ek. Ektoderm. En. Entoderm. Ud. Udarm. U. Urmund.

in einander über. Die Höhle der Keimblase wird während der Gastrulation allmählich verdrängt, und die neue Höhle heisst der **Urdarm** (Coelenteron.)

Diese Art der Gastrulation ist nicht allein den Wirbeltieren eigentümlich; sie findet sich vielmehr, in entsprechend modificierter Weise, bei allen Klassen der Metazoen wieder.*) Man hat daraus den Schluss gezogen (Haeckel), dass die verschiedenen Klassen der mehrzelligen Tiere sich alle von einem gemeinsamen Urtier, der Gastraea, ableiten lassen, von der aus sie sich divergierend entwickelt haben.

Was ist nun aber der ursprüngliche Vorteil dieser Gastrulation? Er besteht in der Differenzierung in die zwei Keimblätter und in einer Arbeits-

---

*) Die Insekten machen in dieser Beziehung noch die grössten Schwierigkeiten.

teilung zwischen ihnen. Die Zellen des äusseren Keimblattes bedecken sich bei niederen Tieren mit Flimmerhaaren und dienen zur Bewegung der Becherlarve; ausserdem strudeln sie sich mit ihren Wimpern stets frisches Wasser und die in diesem suspendierten organischen Körper zu. Das innere Keimblatt dagegen ist zum ernährenden Organ geworden. Seine Zellen nehmen die organischen Körper des Wassers auf, assimilieren sie und lassen den Zuwachs an Nährmaterial auch dem äusseren Keimblatt zu Gute kommen.

Diese Verschiedenheit in der Function der Keimblätter ist nun bei den Wirbeltieren verloren gegangen; schwimmt doch die Larve bei ihnen nicht frei im Wasser umher, vielmehr ist sie in den Eihüllen geborgen; auch braucht sie sich nicht Nahrungsstoffe von aussen herbeizuschaffen, denn die dotterreichen Zellen des Entoderms enthalten für lange Zeit des Embryonallebens Nahrungsmaterial genug.

2. Die Gastrula der Amphibien.

Die Blastula des Frosches zeigt eine viel stärkere polare Differenzierung als die des Amphioxus; ihre vegetativen, mit Dotter beladenen Zellen bilden am Boden der Blastula einen in die Höhle stark vorspringenden Wulst (Tfl. I, Fig. 4). Im wesentlichen besteht nun die Gastrulation hier ebenfalls darin, dass die Dotterzellen in das Innere der Keimblase hineingestülpt werden, aber nicht die gesamte Dotterzellenmasse gleichzeitig, sondern Stück für Stück nach einander.

Die Einstülpung beginnt an einem Punkte der Randzone und ergreift bald danach nach rechts und links hin weitere Punkte derselben. Im Bereich einer sichelförmigen, auf der Randzone gelegenen Figur (Tfl. I, Fig. 1) wachsen also die Zellen

in das Innere der Keimblase hinein. Aeusserlich markiert sich diese Sichel dadurch, dass sie eine ganz scharfe Grenze zwischen der schwarzen und der weissen Eihälfte darstellt, während an dem nicht eingestülpten Teil der Randzone die beiden Hälften allmählich in einander übergehen.

Weiterhin geschieht zweierlei: 1) die Einstülpung an dieser sichelförmigen Figur wird immer bedeutender, 2) die Einstülpung ergreift immer weitere Bezirke der Randzone, so dass aus der Sichel eine mehr hufeisenförmige Figur wird; schliesslich convergieren die Schenkel des Hufeisens immer mehr und schliessen sich zu einem Kreis. Damit ist das gesamte Dotterzellenmaterial in das Innere der Blastula eingestülpt, mit Ausnahme eines runden, scharf begrenzten Fleckes, welcher noch von aussen sichtbar ist und den erwähnten Kreis ausfüllt (Tfl. II, Fig. 2).

Eine klare Vorstellung von diesem Process gewinnt man nur, wenn man die Oberflächenbilder der Eier mit Schnittbildern vergleicht. Ein Schnitt durch das in Fig. 1 (Tfl. I) dargestellte Ei in der Richtung des Pfeiles ist Fig. 4. Hier sieht man, wie die Einstülpung beginnt. Man sieht, wie die Höhle der Blastula durch die eindringenden Zellen eingeengt wird und eine neue, noch sehr enge, spaltförmige Höhle entsteht, die man, wie beim Amphioxus, den Urdarm nennt, mit einer Oeffnung nach aussen, dem Urmund.

Fig. 5 stellt einen Schnitt durch das in Fig. 2 abgebildete Stadium in der Pfeilrichtung dar. Da sich der Rand des Urmunds hier schon zu einem Kreis geschlossen hat, so ist er auf dem Schnitt zweimal getroffen; der Abschnitt, welcher zuerst entstanden ist, bildet die dorsale, der neu hinzugekommene die ventrale Urmundslippe. Der Urmund selbst öffnet sich nicht frei nach aussen, sondern wird von jener Dotterzellenmasse verstopft,

die wir in Fig. 2 als einen hellen Kreis sehen. Man nennt sie den Dotterpfropf. Die Zellenlage, welche während der Gastrulation aussen liegen geblieben ist, ist das äussere Keimblatt, die eingestülpte, zum grössten Teil aus Dotterzellen bestehende Masse das innere Keimblatt. Die Keimblätter sind also nicht, wie beim Amphioxus, einfache Zellschichten, sondern sie bestehen aus vielen Lagen zum Teil recht unregelmässig angeordneter Zellen.

Mit dem Beginn der Gastrulation sind die Hauptebenen des Embryo entschieden. Erstens nämlich liegt die Stelle der Randzone, in welcher die Einstülpung zu allererst auftritt, in der Medianebene; mit dem Namen dorsale und ventrale Urmundslippe war schon angedeutet, welcher Teil der Gastrula dem Rücken, welcher dem Bauch entspricht. Der Urmund selbst bezeichnet das künftige hintere Ende des Embryo.

Das weitere Schicksal des Urmundes bei den Amphibien.

Der Urmund (Blastoporus) stellt auf dem eben beschriebenen Stadium eine kreisrunde Oeffnung dar, welche vom Dotterpfropf ausgefüllt wird.

Bald verwandelt sich diese kreisförmige Oeffnung in einen länglichen, in der Richtung von vorn nach hinten verlaufenden Spalt.

Dann legen sich in der Mitte dieses Spaltes die beiderseitigen Ränder zusammen, verkleben und zerlegen den Urmund in zwei Oeffnungen (Tfl. I, Fig. 3). Die hintere wird zum After, die vordere zum Canalis neurentericus, über den wir erst bei der Besprechung des Medularrohres Näheres erfahren werden.

3. Die Gastrula der meroblastischen Eier der Fische, Reptilien und Vögel.

War schon bei den Amphibien die Masse der Dotterzellen ein Grund, um die ursprüngliche Gastru-

lation zu modificieren, so ist dies bei den meroblastischen Eiern noch viel mehr der Fall. Bei den Amphibien wurden allmählich doch noch sämtliche Dotterzellen in das Innere der Keimblase hineingestülpt und bildeten den grössten Teil des inneren Keimblattes. Bei den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel ist das nicht möglich. Der Dotter besteht hier nicht aus Zellen, sondern aus einer ungefurchten, toten Masse, in der nur in der Nähe der Keimscheibe einige freie Kerne vorkommen, die sog. Dotterkerne oder Merocytenkerne (Fig. 10). Sie stammen noch von der Furchung her; sie sind durch Kernteilungen entstanden, auf welche keine Protoplasmateilung folgte. Es ist unmöglich, dass eine so beschaffene Dottermasse sich in die winzige Höhle der Blastula hineinstülpe. Aber es wird wenigstens der Ansatz dazu gemacht. An einem Ende (dem späterhin hinteren) der Keimscheibe schlagen sich nämlich die Zellen der Blastula nach innen (unten) um und verdrängen allmählich die Furchungshöhle, eine neue, spaltförmige Höhle, den Urdarm erzeugend. Auf diese Weise entstehen die beiden primären Keimblätter. Sie gehen an der Umschlagstelle, die wir auch hier Urmund nennen wollen, in einander über. Das äussere Keimblatt ist die an der Oberfläche der Keimscheibe liegen gebliebene Zelllage; das innere Keimblatt wird von den eingestülpten Zellen gebildet; es tragen aber zu seiner Vergrösserung auch noch die bisher freien Dotterkerne bei, indem sie sich mit einem Protoplasmaleibe umgeben und sich in das Entoderm einreihen.

Auf welche Weise man äusserlich diese Vorgänge erkennen kann, wollen wir am Hühnchen betrachten.

Wir haben die Keimscheibe des Hühnchens auf dem Stadium der Blastula verlassen, wo sie also in lauter kleine Zellen gefurcht ist. Die Einstülpung beginnt nun am hinteren Ende dieser

Keimscheibe in der Ausdehnung einer sichelförmigen Figur (Tfl. II, Fig. 1), welche dunkler erscheint als die übrige Keimscheibe, weil in ihrem Bereiche mehrere Zellenlagen über einander liegen. Diese Sichel hat man also als Urmund zu deuten.

Wie nun beim Frosch die Urmundränder sich an einander legten und sich in einen Längsspalt auszogen, so geschieht das auch ähnlich mit der Sichelrinne des Hühnchens. In der Mitte der Concavität der Sichel entsteht eine kleine Verdickung, der Sichelknopf (Tfl. II, Fig. 1), welcher sich allmählich, unter Verschwinden der Sichel, nach vorn in die Länge zieht. So entsteht in der Längsachse der Keimscheibe die sog. Primitivrinne (Tfl. II Fig. 2), welche jenem längs gerichteten Spalt beim Frosch entspricht, aus dem der Canalis neurentericus, und der After wird. Legt man einen Querschnitt durch die Primitivrinne (Tfl. II, Fig. 4), so sieht man, wie hier die Keimblätter unter einander zusammenhängen, wie am Urmund der Amphibien.

Die Keimscheibe des Hühnereies ist durch den im Bereich der Sichelrinne und der Primitivrinne erfolgenden Umschlag zu einer zweiblättrigen Anlage geworden, mit einem äusseren und inneren Keimblatt.

Hand in Hand damit geht auch eine flächenhafte Vergrösserung der Keimscheibe über den Dotter hin. Indem sich die Zellen des Ektoderms vermehren, umwachsen sie den Dotter immer mehr und umspannen ihn schliesslich vollständig. Ebenso wachsen die Zellen des Entoderms um den Dotter herum, in ihrem Wachstum immer etwas zurückbleibend gegen das Ektoderm; zur Vergrösserung des Entoderms tragen auch die Merocyten bei.

VII. Das mittlere Keimblatt.

I. Die Entwicklung des mittleren Keimblattes beim Amphioxus.

Die Gastrula des Amphioxus, anfangs noch kugelrund, dehnt sich etwas von vorn nach hinten in die Länge. (Das hintere Ende bezeichnet der Urmund.) Jetzt können wir uns die beiden primären Keimblätter aus einer dorsalen und einer ventralen Hälfte bestehend denken.

Es entsteht nun an der dorsalen Seite des inneren Keimblattes nach beiden Seiten hin eine

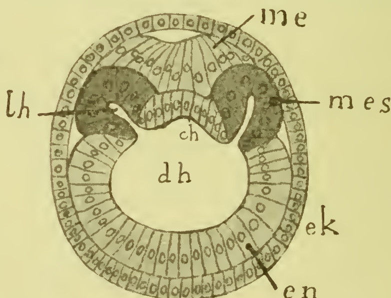


Fig. 13.
Querschnitt durch eine Larve des Amphioxus (nach Hatschek).
ek. Ektoderm. ch. Chordaplatte.
en. Entoderm. dh. Darmhöhle.
mes. Mesoderm. lh. Leibeshöhle.
me. Medullarplatte.

Ausstülpung, wie man am besten auf einem Querschnitt sehen kann (Fig. 13). Das innere Keimblatt ist an seiner ventralen Hälfte unverändert, an der dorsalen aber ist nach rechts und links hin je eine Aussackung entstanden. Später wird sie immer bedeutender und schnürt sich schliesslich vom inneren Keimblatt ganz ab. Damit ist die Urdarmhöhle in drei Höhlen zerlegt worden; die beiden abgeschnürten sind die Leibeshöhlen, die ursprüngliche die Darmhöhle.

Die Zellenlage, welche die Leibeshöhle begrenzt, nennt man das **mittlere Keimblatt** (Mesoderm, Mesoblast); der dorsal zwischen rechter und linker Leibeshöhle gelegene Teil des Entoderms ist die Anlage der Chorda dorsalis (Chordaplatte). Der ventrale Rest des primären Entoderms ist das definitive innere Keimblatt oder Darmdrüsenblatt.

2. Die Entwicklung des mittleren Keimblattes bei den Amphibien.

Nicht so klar sind die entsprechenden Verhältnisse bei den Amphibien. Es giebt hier noch zwei neben einander bestehende Anschauungen.

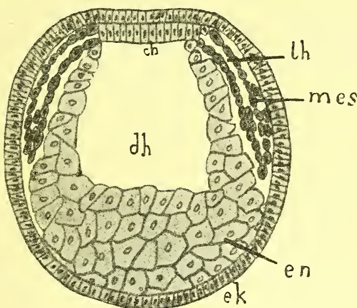


Fig. 14.
Querschnitt durch eine Larve von Tritom (nach Hertwig).
ek. Ektoderm. ch. Chordaplatte.
en. Entoderm. dh. Darmhöhle.
mes. Mesoderm. lh. Leibeshöhle.

Nach der einen, welche sich am meisten an die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus anschliesst (O. Hertwig), ist das Mesoderm hier ebenfalls eine Ausstülpung aus der dorsalen Seite des Entoderms.

Wir greifen noch einmal zurück auf die Gastrula auf einem Stadium, wo der Urmund sich in einen Längsspalt zu verwandeln beginnt. Macht man einen Querschnitt durch die Gegend vor dem Urmund, so sieht man (Fig. 14), wie beim Amphioxus, an

der dorsalen Seite des Entoderms nach rechts und links je eine Ausstülpung, welche das mittlere Keimblatt darstellt. Es unterscheidet sich von dem des Amphioxus dadurch, dass die Leibeshöhle, welche es zwischen sich fasst (lh.), ein ganz enger Spalt ist, oder dass wegen der Raumbeengung auch dieser enge Spalt zusammengedrückt wird und sich erst auf einem späteren Stadium erweitert.

Der dorsale, die beiden Ausstülpungen verbindende Teil des Entoderms ist wiederum, wie beim Amphioxus, die Anlage der Chorda dorsalis oder die Chordaplatte.

Da das Mesoderm zweischichtig ist, so redet man auch von den beiden mittleren Keimblättern oder von dem, dem Ektoderm anliegenden, parietalen Blatt (Somatopleura), und dem, an das Entoderm grenzenden, visceralen Blatt des Mesoderms (Splanchnopleura). Der Spalt zwischen beiden ist die Leibeshöhle.

Im ganzen Bereich des Rückens hängt das mittlere Keimblatt nur mit dem inneren, nicht mit dem äusseren Keimblatt zusammen. Da sich aber hinten, am noch offenen Teil des Urmundes, das innere Keimblatt in das äussere umschlägt, so muss hier das äussere Keimblatt auch mit dem mittleren, und zwar seinem parietalen Blatte, zusammenhängen. Da andererseits das viscerale Blatt in das Entoderm übergeht, so kann man auch sagen: Am Urmunde hängen alle drei Keimblätter mit einander zusammen.*)

---

*) Nach der zweiten Ansicht (Oscar Schultze) entsteht das mittlere Keimblatt beim Frosch auf andere Weise. Es soll nämlich das, was wir als das primäre innere Keimblatt bezeichnet haben, die gemeinsame Anlage für das Entoderm und Mesoderm sein, derart, dass sie sich später einfach in ihrer ganzen Ausdehnung in zwei Blätter spaltet, das Mesoderm und das Entoderm. Die Leibeshöhle

3. Die Entwickelung des mittleren Keimblattes bei den Vögeln.

Das Mesoderm entsteht beim Hühnchen schon sehr frühzeitig, gleich mit dem Auftreten der Primitivrinne. Diese hatten wir als das Analogon des Urmundes kennen gelernt. Wie nun bei den Amphibien das Mesoderm am Urmund sowohl mit dem Ektoderm wie mit dem Entoderm zusammenhängt, so hängen beim Hühnchen längs der ganzen Primitivrinne alle 3 Keimblätter unter einander zu-

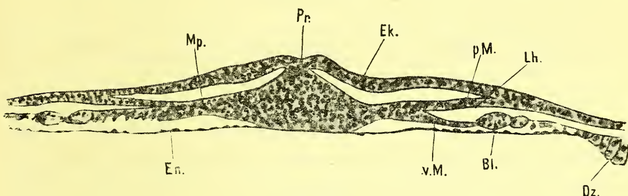


Fig. 15.

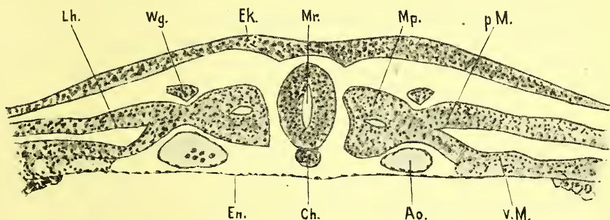


Fig. 16. Querschnitte durch junge Hühnerembryonen.
Ek. Ektoderm. En. Entoderm. pM. paritales Mittelblatt.
vM. viscerales Mittelblatt. Lh. Leibeshöhle.

sammen (Fig. 15.) Das mittlere Keimblatt wird beim Hühnchen von Zellen gebildet, welche von der

---

ist dann ein secundär mitten im Mesoderm auftretender Spalt. Diese Art der Entwickelung des mittleren Keimblattes nennt man Delamination. Jene erste Theorie, nach der die Leibeshöhle eine Ausstülpung ist, bezeichnet man als Coelomtheorie. In neuester Zeit ist eine Vermittelung zwischen beiden Theorieen angebahnt worden.

Primitivrinne aus nach beiden Seiten zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwachsen.

Sehr bald tritt in den seitlichen Teilen des mittleren Keimblattes ein Spalt äuf, die Leibeshöhle (Fig. 16, lh), welche es in das parietale und viscerale Blatt scheidet.

Auch das Mesoderm umwächst allmählich den ganzen Dotter, bleibt aber noch hinter dem inneren Keimblatt im Wachstum zurück, wie dieses hinter dem äusseren.

VIII. Weitere Entwickelung des Mesoderms.

Das Mesoderm ist eine paarige Bildung. Auf jeder Seite differenzieren sich seine einzelnen Teile bald derart, dass sich ein medialer Teil von einem lateralen abgrenzen lässt. Beide sind durch eine leichte Einschnürung von einander abgesetzt (Fig. 16). Der mediale Abschnitt ist die Muskelplatte, der laterale die Seitenplatte, die eingeschnürte Stelle die Mittelplatte.

Die Muskelplatte ist nur in den allerersten Stadien eine von vorn bis hinten continuierlich zusammenhängende Masse. Allmählich zerlegt sie sich durch abwechselndes Stärkerwachsen und Zurückbleiben im Wachstum von vorn nach hinten in einzelne, kubische Stücke, welche man von der Rückenfläche des Hühnerembryo aus durch das Ektoderm hindurchschimmern sieht. Sie heissen die Urwirbel oder Ursegmente. Zum ersten Mal tritt hier eine Segmentierung des Körpers auf, d. h. eine Aufeinanderfolge ähnlicher Teile hinter einander. Wie sonst auch im Mesoderm, tritt in jedem Urwirbel ein Spalt auf, die Urwirbelhöhle, die aber keinen dauernden Bestand hat.

Die Seitenplatten des Mesoderms bleiben eine vollkommen zusammenhängende, unsegmentierte Masse, in der sich als ein Spalt die Leibeshöhle bildet, begrenzt vom parietalen und visceralen Mittelblatt.

IX. Die Entwickelung der Keimblätter bei den Säugetieren.

Da das Ei der Säugetiere sehr klein und dotterarm ist, so ist es holoblastisch, im Gegensatz zu dem der Vögel; auch bildet es eine Morula und Blastula, welche der des Amphioxus im wesentlichen ähnlich ist. Die Blastula zeichnet sich durch eine besonders grosse Keimhöhle aus. Man sollte nun auch annehmen, dass die Gastrulation und die Entwickelung der Keimblätter sich in ähnlicher Weise vollzieht, wie bei den niederen Wirbeltieren. Das ist aber nicht der Fall. Das erklärt sich aus der Annahme, dass die Eier der Wirbeltiere erst secundär holoblastisch geworden sind — das soll bedeuten, dass die Säugetiere von niederen Wirbeltieren abstammen, deren Eier einen grossen Dottergehalt hatten, und dass ihre Eier erst nachträglich ihren Dotter verloren haben. In der That sind ja auch die Eier der niedersten Säugetiere, der Monotremen (Schnabeltier), noch sehr gross. Dieser Verlust des Dotters hat die vollkommene Teilungsfähigkeit der Eizelle wiederhergestellt, dagegen die ursprüngliche Gastrulation und Entwickelung des Mesoderms ist nicht nur nicht wiederhergestellt, sondern hat sogar noch eine weitere Complication erfahren. Da aber die Ergebnisse der einschlägigen Untersuchungen durchaus noch nicht spruchreif sind, so sei hier nur kurz darauf hingewiesen, dass im wesentlichen die Bildung der beiden primären, sowie des mittleren Keimblattes

ebenso wie beim Hühnchen vor sich geht, nur hat man sich an Stelle des ungefurchten Dotters eine gefurchte Zellenmasse zu denken. Es wird dementsprechend nicht die ganze Blastula zur Bildung des Embryo verbraucht, sondern es bildet sich, wie beim Hühnchen, an einem beschränkten Teil der Keimblase eine Keimscheibe, an der alle wesentlichen Veränderungen vor sich gehen.

An dieser hat man nun eine der Sichelrinne des Hühnchens entsprechende Bildung noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen, obwohl man einen am hinteren Ende der Keimscheibe auftretenden Wulst mit dieser verglichen hat. Dagegen ist eine deutliche Primitivrinnne ausgebildet, in deren Bereich die Keimblätter in einander übergehen, — das Ektoderm, das Entoderm und die beiden Blätter des Mesoderms.

Beim Hühnchen umwachsen nach einander das äussere, das innere und das mittlere Keimblatt das ganze Ei. Da die Keimblase der Säugetiere schon ganz aus Zellen besteht, so braucht das äussere Keimblatt sie nicht mehr zu umwachsen; es umspannt sie von vorne herein, und nur das innere und das mittlere Keimblatt dehnen sich allmählich um den ganzen Umfang des Eies aus.

X. Die Entwickelung des Medullarrohres, der Chorda dorsalis und des Darmrohres.

I. Das Medullarrohr.

1) Bei den Amphibien.

Einige Zeit, nachdem sich der Urmund zu dem kreisförmigen, vom Dotterpfropf verstopften Blastoporus ausgebildet hat, entsteht auf der Rückenseite

des Embryo von vorn nach hinten auf beiden Seiten eine Verdickung des Ektoderms, welche äusserlich als ein Anfangs niedriger, dann immer höher werdender Wulst zu sehen ist (Tafel I, Fig. 3). Vorn verbinden sich beide Wülste in einem Bogen, nach hinten reichen sie getrennt nicht ganz bis an den Dotterpfropf heran. Das sind die Medullarwülste, die erste Anlage des Centralnervensystems. Die in der Medianebene gelegene Rinne, welche sie zwischen sich fassen, ist die Medullarrinne. Man erkennt diese Gebilde sowohl an Oberflächenbildern wie an Querschnitten (Tafel I, Fig. 7, Mdw.). Die Zellen am Boden der Medullarrinne sind hochcylindrisch; sonst besteht das Ektoderm aus flacheren Zellen; man nennt es jetzt — nach Abzug der Nervenanlage — auch Hornblatt, weil es die Epidermis liefert.

Die Medullarwülste erheben sich immer mehr, wachsen mit ihren dorsalen Kanten einander entgegen und schliessen sich zum Medullarrohr (Nervenrohr). Das ist die gemeinsame Anlage für das Rückenmark und das Gehirn; der vordere Teil gliedert sich durch abwechselnde Erweiterungen und Einschnürungen in die Hirnblasen, der hintere Teil wird zum Rückenmark.

Inzwischen hat der Blastoporus die schon besprochene Teilung in zwei hinter einander gelegene Oeffnungen erfahren. Die Medullarwülste reichen nun so weit nach hinten, dass die vordere Oeffnung noch in ihr Bereich fällt, die hintere aber, der After, noch rückwärts von ihrem hinteren Ende liegt.

Wenn sich nun die Medullarinne zum Medullarrohr schliesst, so liegt die vordere Oeffnung eingeschlossen in letzterem und stellt somit eine offene Verbindung zwischen Nervenrohr und Darmrohr dar, den Canalis neurentericus. Dieser schliesst sich später vollständig.

2) Bei den Vögeln und Säugetieren.

Wie beim Frosch vor dem Urmund, so bilden sich bei den Vögeln und Säugetieren die Medullarwülste vor der Primitivrinne in ganz ähnlicher Weise. Nach hinten reichen sie so weit, dass sie den vordersten Teil der Primitivrinne noch zwischen sich fassen, welche hier, wenn sich das Medullarrohr geschlossen hat, ebenfalls einen Canalis neurentericus liefert. Das Medullarrohr gliedert sich beim Hühnchen schon frühzeitig in einen vorderen, aus den Gehirnblasen bestehenden Abschnitt und die Rückenmarksanlage.

II. Die Chorda dorsalis.

Als Anlage der Chorda dorsalis haben wir schon den Teil des inneren Keimblattes bezeichnet, welcher am meisten dorsal, also unmittelbar unter der Medullarrinne liegt, und zu dessen beiden Seiten die mittleren Keimblätter entstehen. Die Chordaanlage wölbt sich nach dorsal (Tafel I, Fig. 7) und schnürt sich vom Rest des inneren Keimblattes ab, in ganz ähnlicher Weise bei allen Wirbeltieren.

Die Abschnürung beginnt ganz vorn und schreitet allmählich nach hinten fort, so dass auf einem Querschnitt durch die vordere Gegend des Embryo die Chorda vom Entoderm schon ganz abgelöst sein kann, während sie hinten noch in Zusammenhang mit ihm steht.*)

Die Chorda dorsalis bildet einen die ganze Länge des Embryo durchlaufenden Strang und bleibt beim Amphioxus als einziges Axenskelett bestehen. Bei den höheren Wirbeltieren bildet sie

*) Dieses Princip der von vorn nach hinten fortschreitenden Entwickelung gilt übrigens auch für die bisher besprochenen Organe; vom Medullarrohr tritt zuerst der vorderste Teil auf, auch das mittlere Keimblatt schnürt sich von vorn nach hinten ab, von den Urwirbeln entstehen der Reihe nach erst die vorderen, dann die hinteren.

sich zurück und wird durch die Wirbelsäule in ihrer Function ersetzt. Die Reste der Chorda dorsalis sind die Nuclei gelatinosi der Zwischenwirbelscheiben.

III. Das Darmrohr.

Das innere Keimblatt begrenzt, nachdem sich das mittlere Keimblatt und die Chorda dorsalis von ihm getrennt haben, beim Frosch einen weiten Hohlraum und bildet das Darmrohr (Tafel I, Fig. 7, D.). Seine Zellen liefern später das Epithel des Darmkanals. Jetzt sind es zum grossen Teil noch die grossen, dotterreichen Zellen. Das Darmrohr besitzt hinten eine kleine Afteröffnung, welche vom Urmund herstammt; vorn dagegen hat es noch keine Oeffnung, sondern endet blind. Das Darmrohr erstreckt sich nach hinten noch weiter als bis zum After und biegt vermittelst des Canalis neurentericus in das Nervenrohr um.

Die ventrale Seite des Darmrohres wird von der Masse der Dotterzellen gebildet und stellt einen ventral vorspringenden Wulst, den Dottersack dar.

Nicht so einfach ist die Bildung des Darmrohres beim Hühnchen. Die Keimblätter bilden hier im Bereich der Keimscheibe nicht, wie beim Frosch, von vorne herein geschlossene Röhren, sondern flache Blätter; also liegt auch das Entoderm anfangs dem Dotter als ein einfaches Blatt auf. Der Abchluss des Darmrohres hängt mit der Abgrenzung des eigentlichen Embryonalbezirkes zusammen.

Es wird nämlich nicht die ganze Keimscheibe zum Embryo im engeren Sinne, sondern nur ein mittlerer, ovaler Abschnitt, während der Rest zur Bildung der embryonalen Hüllen verwandt wird Dieser eigentliche Embryonalbezirk setzt sich schon frühzeitig durch eine Faltenbildung ab; er erhebt sich gleichsam wie ein Relief über die Keimscheibe,

rings umgeben von einer Rinne (Grenzrinne). Zuerst hebt sich der Kopfteil des Embryo so von der Keimscheibe ab, es entsteht die Kopffalte, dann ebenso die Schwanzfalte, dann die beiden Seitenfalten, welche die beiden ersteren mit einander verbinden.

Dadurch wird nun der embryonale Bezirk des inneren Kiemblattes ebenfalls eingefaltet und bildet die Darmrinne (Tafel II. Fig. 7). Ihre Ränder wachsen einander immer näher und schliessen sie zum Darmrohr — mit Ausnahme einer anfangs noch ziemlich umfangreichen Stelle, des Darmnabels. Hier bleibt der Darm noch offen, und das embryonale Entoderm geht unmittelbar in das ausserembryonale über.

Die Grenzrinne faltet natürlich alle drei Keimblätter ein, und in derselben Weise wie das innere Keimblatt zum Darmrohr, schliesst sich das äussere Keimblatt zur Rumpfwand, indem es nur an derselben Stelle wie das innere Keimblatt offen bleibt und den Hautnabel bildet, an dem der embryonale Teil des Ektoderms in den ausserembryonalen übergeht.

Ebenso setzt sich am Nabel der embryonale Abschnitt des Mesoderms und der Leibeshöhle in einen ausserembryonalen fort.

Die gesamte Dottermasse erscheint jetzt als ein kolossaler Anhang des Embryo, der Dottersack, welcher dem Embryo gewissermassen am Nabel zum Leibe heraushängt.

XI. Die Regionen der Keimscheibe.

Bei den meroblastischen Eiern spielten sich alle bisher besprochenen Vorgänge an der Keimscheibe ab. An dieser kann man wieder verschiedene Zonen

unterscheiden. Auf dem Tafel II, Fig. 3 dargestellten Stadium bildet, wie man an Querschnitten (Taf. II, Fig. 6) sehen kann, das Entoderm eine einfache Lage von Zellen. Im mittleren Abschnitt sind sie ganz platt und lassen sich mit Leichtigkeit vom unterliegenden Dotter abheben. Nach lateral aber werden die Zellen immer höher, und schliesslich zu hohen cylindrischen Zellen, welche mit Dotterkügelchen gefüllt sind (Taf. II, Fig. 6, Dz); sie lassen sich nicht mehr vom Dotter abheben, ohne dass Stücke desselben an ihnen haften bleiben. Betrachtet man daher eine abpraeparierte Keimscheibe bei durchfallendem Licht, so erscheint der mittlere Teil durchsichtiger als der mit Dotter behaftete periphere Teil; man unterscheidet deshalb den mittleren, hellen, von dem ihn umgebenden dunklen Fruchthof.

Die Grenze zwischen beiden macht sich an Querschnitten nur am Entoderm bemerkbar; man bezeichnet die Uebergangsstelle am inneren Keimblatt als Dotterwall. In seiner Umgebung befinden sich im Dotter die sog. Merocytenkerne, welche sich fortwährend teilen, als vollständige Zellen vom Dotter ablösen und sich in den Verband des inneren Keimblattes einreihen.

Die eigentliche Embryonalanlage im engeren Sinne, welche sich auf die oben beschriebene Weise von der Keimscheibe abhebt, nimmt nur den mittelsten Teil des hellen Fruchthofes ein.

XII. Die Entwickelung des Bindegewebes.

Das Bindegewebe ist auf den zuletzt besprochenen Stadien schon reichlich entwickelt und drängt sich zwischen alle Epithellagen hinein. Wir haben es bisher ganz vernachlässigt.

Das Bindegewebe entsteht aus verschiedenen Abschnitten des mittleren Keimblattes, sowohl der Muskelplatte wie der Seitenplatte. Es lösen sich nämlich aus dem Verbande der epithelial angeordnete Zellen des Mesoderms einzelne Zellen ab und wandern vermöge ihrer eigenen Beweglichkeit zwischen die Keimblätter hinein. Diese Zellen bilden in ihrer Gesammtheit den Bindegewebskeim oder das Mesenchym. Das aus ihm hervorgehende embryonale Bindegewebe besteht, ausser aus jenen, meist sternförmigen, Zellen aus einer gallertigen Grundsubstanz und ist der Vorläufer aller sog. Bindesubstanzgewebe, also des fibrillären Bindegewebes, des Knorpel-, Knochengewebes etc.

Nach den verschiedenen Abschnitten des Mesoderms kann man auch 4 verschiedene Bezirke des Mesenchyms unterscheiden, je 2 an der Muskel- und an der Seitenplatte.

An der Muskelplatte bildet sich zuerst an der ventralen Seite eine kolossale Zellwucherung, die sich zwischen die Ursegmente einerseits, und zwischen Nervenrohr und Chorda dorsalis andererseits hineindrängt. Sie bildet die Anlage für die Wirbelsäule und ihrer Bänder.

Auch aus der dorsalen Seite der Urwirbel gehen, aber zu einer viel späteren Zeit, Mesenchymwucherungen aus und breiten sich unter dem Ektoderm aus (Cutisplate) und liefern den bindegewebigen Teil der Haut (Cutis oder Corium).

Ebenso wuchern zwischen dem visceralen Mittelblatt und dem Entoderm Zellen hinein, welche im Wesentlichen die glatte Muskulatur und den bindegewebigen Teil des Darmes liefern. Ausserdem stehen sie in einer Beziehung zur Bildung der Blutgefässe, vgl. S. 43.

In gleicher Weise entstehen Mesenchymwucherungen auch zwischen parietalem Mittelblatt und Ektoderm.

XIII. Die Entwickelung der Blutgefässe.

Dieses Kapitel gehört zu den schwierigsten der Embryologie und hat noch keinen definitiven Abschluss gefunden.

Direkt beobachten kann man am Hühnerembryo:

1) Die ersten Blutgefässe entstehen nicht in der Embryonalanlage, sondern im dunklen Fruchthof. (Tafel II, Fig. 3.)

2) Die ersten Blutgefässe entstehen aus Zellen, welche zwischen dem Ektoderm und dem visceralen Mesoderm liegen. (Tafel II, Fig. 5, 6.)

Zweifelhaft ist dagegen, von wo diese Zellen ihren Ursprung nehmen, und auf welche Weise sie sich in den embryonalen Körper hinein verbreiten.

Nach der einen Auffassung sind die Blutgefässe Spalträume, welche im Mesenchym entstehen, andere leiten sie vom inneren Keimblatt ab, andere vom visceralen Mittelblatt oder von den beiden zusammen, wieder andere von den schon oft erwähnten Merocyten.

Betreffs der Ausbreitung der Blutgefässe meinen die einen, dass sie vom dunklen Fruchthof in den Embryo hinein Sprossen treiben, andere, dass sie selbstständig im Embryo entstehen.

Auf Tafel II, Fig. 4, Bl sieht man im Bereich des dunklen Fruchthofes zwischen dem inneren Keimblatt und dem visceralen Mittelblatt die Querschnitte von hohlen Zellsträngen und zwischen diesen Mesenchymzellen. Die Stränge sind die Anlage der Gefässe; sie waren ursprünglich solide; aus den central gelegenen Zellen sind rote Blutkörperchen geworden, die peripheren haben sich zu einem Endothel geordnet, welches auf diesem Stadium die einzige Wand der Gefässe darstellt. Die Blutkörperchen schwimmen zum Teil schon frei in den Gefässen umher, zum Teil haften sie noch, zu kleinen Häufchen, den Blutinseln, zusammengeballt, der Innenfläche der Endothelröhren an.

Bei der Oberflächenbetrachtung des Hühner-

embryo sieht man das Netzwerk der Blutgefässe, in dessen Maschen das Mesenchym die sog. Substanzinseln bildet. (Tafel II, Fig. 3.)

Die Blutinseln sind an der lebenden Keimscheibe als rote Pünktchen zu sehen.

Das Gefässsystem breitet sich nicht im ganzen dunklen Fruchthof aus, sondern wird nach aussen durch die grosse Randvene begrenzt, die den dunklen Fruchthof in den Gefässhof (Area vasculosa) und Dotterhof (Area vitellina) teilt.

XIV. Die Eihüllen.

Als primäre Eihüllen bezeichnet man diejenigen, welche das Ei von Anfang an besitzt; das ist z. B. beim Säugetier-Ei die Zona pellucida. Die niederen Wirbeltiere, Fische und Amphibien, besitzen weiter keine Eihüllen, und ihre Embryonen schwimmen bald frei im Wasser umher.

Die Zona pellucida wird bei den Säugetieren auf dem Keimblasenstadium stark ausgedehnt und verschwindet schliesslich. Aber das Ei erhält neue, secundäre Eihüllen, die sich aus dem Ei selber entwickeln. So ist es bei den 3 höheren Klassen der Wirbeltiere, den Reptilien, Vögeln und Säugetieren, die man deshalb auch als Amnioten zusammenfasst.

I. Die Eihüllen des Hühnchens.

Auf Tafel II, Fig. 2 sieht man dicht vor der Kopffalte im hellen Fruchthof noch eine Falte, die vordere Amnionfalte. Ebenso liegen hinter der Schwanzfalte die hintere, seitlich vom Embryo die seitlichen Amnionfalten. Sie entstehen in derselben Reihenfolge, wie die einzelnen Abschnitte der Grenzrinne, welche den Embryonalbezirk umgrenzt.

Indem die Amnionfalten höher werden, wachsen sie über dem Rücken des Embryo einander entgegen, bis sie sich gegenseitig berühren. Dann verwachsen sie an der Berührungsstelle und schliessen einen Hohlraum ab, der einen Sack um den Embryo bildet — dieser hat sich nämlich inzwischen über das Niveau des Fruchthofes erhoben. Dieser Sack besteht aber aus zwei Häuten (von denen jede wiederum aus dem äusseren und dem parietalen mittleren Keimblatt zusammengesetzt ist): die innere ist das Amnion, das sich am Hautnabel unmittelbar in die Haut des Embryo umschlägt, die äussere die seröse Hülle (Serosa), die in keinem direkten Zusammenhang mit dem Embryo steht.

Eine dritte Eihülle des Hühnchens, die Allantois, entsteht auf eine ganz andere Weise, sie ist nämlich eine Ausstülpung des Enddarms. Anfangs nur eine kleine Ausbuchtung desselben, wächst sie allmählich durch den Hautnabel aus dem Embryonalbezirk heraus und erstreckt sich zwischen Amnion und Serosa, sich zu dem grossen Allantoissack (Harnsack) erweiternd, dessen stielartige Verbindung mit dem Enddarm man dann als Urachus bezeichnet. Inzwischen hat auch der Dotter die Form des Dottersackes angenommen. (Vergl. S. 59) und steht am Darmnabel mit dem inneren Keimblatt in Verbindung.

Die Allantois erfüllt mehrere Aufgaben. Erstens dient sie zur Aufnahme des Harnwassers. Der Wolffsche Gang (vergl. weiter unten), der das Harnwasser sammelt, mündet in die Allantois in der Nähe ihres Ursprunges. Zweitens dient sie zur Resorption des Eiweisses; zu diesem Zweck verbreiten sich in der Wand der Allantois zahlreiche Blutgefässe, welche wie die Venen des Darmes als Resorptionsorgane fungieren. Drittens dient sie vermöge ihres Reichtums an Blutgefässen und ihrer oberflächlichen Lagerung zur Atmung.

Die Amnionfalten sind Erhebungen des hellen Fruchthofes, wie man auf einem Querschnitt (Tafel II, Fig. 7) sieht. An ihr beteiligen sich nur das Ektoderm und das parietale Mesoderm, während das viscerale Mesoderm und das Entoderm glatt unter der Falte hinwegziehen.

2. Die Eihüllen der Säugetiere.

Die Eier der Säugetiere schliessen sich auch in Bezug auf die Eihäute eng an das Hühnerei an. Das Amnion, die seröse Hülle und die Allantois entstehen auf dieselbe Weise wie bei diesem. Doch ist bemerkenswert, dass bei vielen Säugetieren die Verwachsungsnaht der Amnionfalten sich nicht längs des ganzen Rückens erstreckt, sondern oft auf einen Punkt z. B. über der Mitte des Rückens beschränkt ist, und dass oft an dieser Verwachsungsstelle Amnion und Serosa sich nicht völlig von einander ablösen, sondern durch einen Strang in Zusammenhang bleiben.

Der Dottersack ist bei den Säugetieren ein von Epithel ausgekleidetes, anfangs kugelförmiges Gebilde, das durch einen Stiel mit dem Darmrohr in Zusammenhang steht (Fig. 17—20). Er besteht, wie dieses, aus dem inneren und dem visceralen mittleren Keimblatt. Der Dottersack schrumpft im Laufe der Entwickelung immer mehr zusammen und bildet zuletzt das winzige Nabelbläschen (Fig. 22). Sein Stiel wird gleichzeitig immer länger und bildet den in den Darm einmündenden Dottergang, dessen Rudiment man später auch als Meckelsches Divertikel bezeichnet.

Bei den niedersten Säugetieren (Monotremen und Beuteltieren) hat hiermit die Ausbildung der Eihüllen ihren Höhepunkt erreicht. Wodurch sich alle höheren Säugetiere von ihnen unterscheiden, ist vor allem die weitere Ausbildung der serösen Hülle. An ihrer ganzen äusseren Oberfläche entstehen

nämlich zahlreiche Epithelwucherungen, welche als feine Zotten über die Oberfläche hervortreten. Von jetzt an nennt man die Serosa die Zottenhaut oder das Chorion. Die einzelnen Zotten

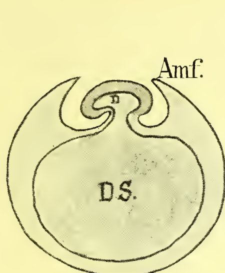


Fig. 17.

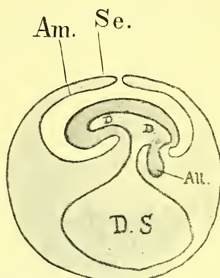


Fig. 18.

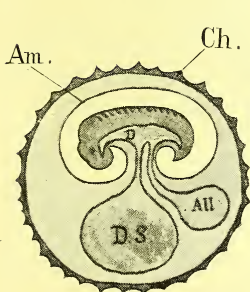


Fig. 19.

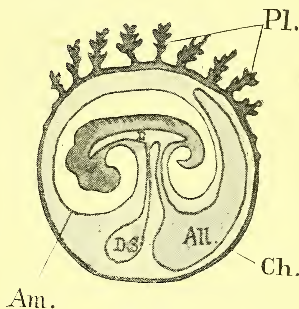


Fig. 20.

Fig. 17—20. Entwicklung der Eihüllen.

Amf. Amnionfalte. All. Allantois. Ch. Chorion.
Am. Amnion. D. Darm. Pl. Placenta.
Se. Serosa. DS. Dottersack.

passen genau in entsprechende Vertiefungen der Uterusschleimhaut und stellen somit eine innigere Verbindung des Foetus mit dem mütterlichen Organismus her. Zu diesem Zweck sind die Zotten mit Blutgefässschlingen versehen, und in der Wand des

Uterus findet eine Diffusion zwischen Bestandteilen des mütterlichen und foetalen Blutes statt.

Bei gewissen Säugetier-Gruppen (Schwein) bleibt dieser Zustand bis zur Geburt.

Bei den anderen differenziert er sich noch weiter: auf einem Teil des Chorion gehen nämlich die Zotten wieder zu Grunde (Chorion laeve), auf einem anderen Teil wuchern sie dafür desto stärker, verzweigen sich (Chorion frondosum), gewinnen mit der Uterusschleimhaut eine noch innigere Verbindung und stellen mit dieser zusammen die Placenta oder den Mutterkuchen dar. Auch hierin bestehen wieder Verschiedenheiten: entweder bilden sich auf der ganzen Oberfläche des Chorion zerstreut einzelne kleinere Placenten oder Cotyledonen (Wiederkäuer), oder eine einzige, grosse Placenta, welche bei den Raubtieren ringförmig, bei den Nagetieren, Affen und beim Menschen scheibenförmig ist. Je höher man in der Reihe der Säugetiere aufsteigt, um so beschränkter und schärfer abgegrenzt ist das Gebiet des Chorion, das sich zur Placenta umwandelt, desto vollkommener wird aber auch die Verbindung zwischen den mütterlichen und foetalen Teilen der Placenta, so dass bei den am höchsten organisierten Gruppen der Säugetiere die Ablösung der Placenta bei der Geburt nicht ohne Zerreissung der Uterusschleimhaut möglich ist.

3. Die embryonalen Anhangsgebilde des Menschen.

Die Verschiedenheiten, welche die menschlichen Eihäute gegen die anderer höherer Säugetiere zeigen, werden im wesentlichen bedingt durch eine eigenartige Einbettung des Eies in die Uterusschleimhaut, durch die Umwandlung der gesamten Uterusschleimhaut zur Decidua, durch eine kolossale Ausdehnung des Amnionsackes und eine rudimentäre Entwickelung der Allantois.

Das Ei wird wahrscheinlich im Anfangsteil der Tube befruchtet und gelangt auf einem schon etwas vorgeschrittenen Stadium der Entwickelung in den Uterus, dessen Schleimhaut durch die vermehrte Blutzufuhr nach den Genitalien schon etwas wulstig geschwollen ist. Das Ei bettet sich in einer Falte der Schleimhaut ein und wird dann von dieser all-

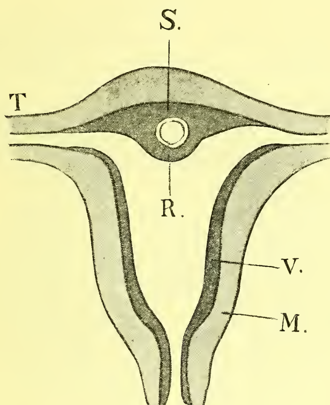


Fig. 21.
V. Vera. S. Serotina. R. Reflexa. M. Muscularis uteri. T. Tube.

seitig umwachsen, es liegt also nicht mehr frei in der Uterushöhle, sondern eingebettet in der Schleimhaut, die man jetzt auch die Decidua nennt, weil sie bei der Geburt mit ausgestossen wird. Man unterscheidet (Fig. 21) an ihr drei Abschnitte, 1) den Teil, auf den sich das Ei niedergelassen hat, als Decidua basalis oder serotina, 2) den über das Ei herübergewachsenen Teil als Decidua reflexa, und 3) die gesamte übrige Schleimhaut des Uterus als Decidua vera. Die Serotina ist die Stelle, auf der sich später die Placenta entwickelt. Die Reflexa ist anfangs von geringer Ausdehnung und sieht mit ihrer

Aussenfläche in die Höhle des Uterus. Mit der Vergrösserung des Eies dehnt sich die Reflexa (Fig. 22) aus und verdrängt die Uterushöhle; gegen Ende der Schwangerschaft liegt sie der Vera als eine dünne Membran fast untrennbar verschmolzen an.

Wie überhaupt am Wachstum des schwangeren Uterus, so kann man auch am Wachstum der Decidua

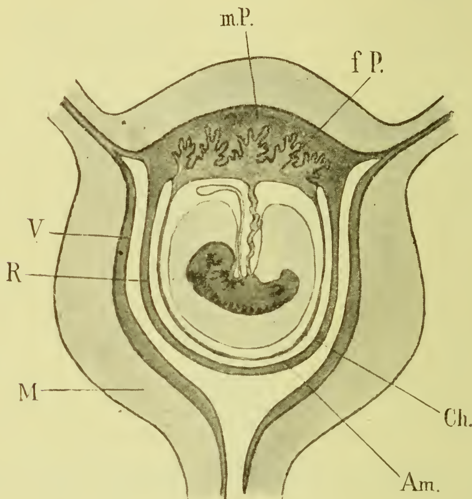


Fig. 22.
V. Vera. R. Reflexa. Am. Amnion. Ch. Chorion. mP. mütterliche Placenta. fP. foetale Placenta.

zwei Stadien unterscheiden: zuerst ein actives Wachstum, eine Hyperplasie und Hypertrophie, dann eine passive Dehnung infolge der Vergrösserung des Eies.

Im Ruhezustand besteht die Schleimhaut des Uterus aus einem zum grössten Teil flimmernden Epithel und einer bindegewebigen Grundlage, welche von zahlreichen tubulösen, wenig oder gar nicht verzweigten, gerade gestreckten Drüsen durchsetzt

ist; diese münden mit einer feinen Oeffnung an der Oberfläche der Schleimhaut aus. (Fig. 23a.)

Das Wachstum der Schleimhaut giebt sich zunächst in einer Verdickung kund, an der sowohl das Bindegewebe wie die Drüsen beteiligt sind. Die Drüsen wachsen mit ihrem unteren Ende stark in die Länge, weiten sich aus und legen sich

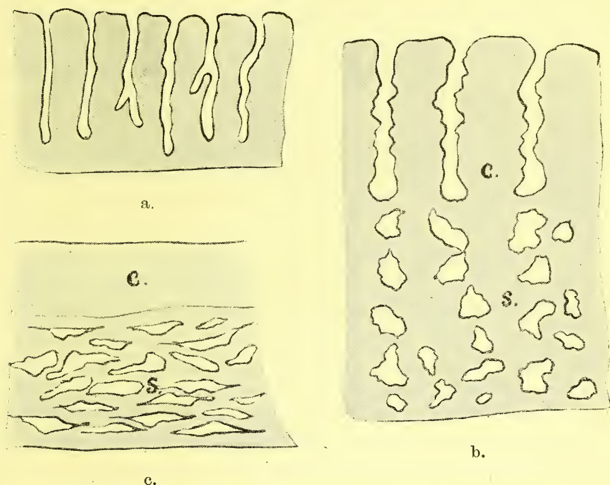


Fig. 23. Entwicklung der Uterusschleimhaut zur Decidua. Querschnitte.
s. spongiöse Schicht. c. compacte Schicht.

in viele Windungen; das Bindegewebe bildet hier nur schmale Septen zwischen den Drüsenschläuchen. (Fig. 23 b.) Der obere, an der Mündungsstelle gelegene Abschnitt der Drüsen bleibt dagegen gerade gestreckt und zeigt keine wesentlichen Wachstumserscheinungen; hier ist aber dafür das Bindegewebe stärker gewuchert und hat die Drüsenschläuche auseinander gedrängt; in ihm treten in grosser Menge die sehr grossen, runden, sogenannten Decidua-

zellen auf. Die Uterusschleimhaut lässt jetzt zwei Schichten erkennen: eine äussere, bindegewebsreiche, compacte, und eine innere, infolge der Anwesenheit der zahlreichen erweiterten Drüsenräume schwammige, spongiöse Schicht.

Das zweite, durch die passive Dehnung charakterisierte Stadium zeigt uns die Decidua wieder verdünnt. Die compacte Schicht ist so stark zusammengedrückt, dass ihre engen Drüsenräume völlig verklebt sind; die spongiöse ist ebenfalls platter geworden und ihre Drüsenräume etwas zusammengedrückt, aber nicht verklebt. (Fig. 23c.) Die Ablösung der Decidua bei der Geburt geschieht durch Einreissen der Spongiosa. Die stärkste Dehnung erleidet die Reflexa, welche gegen Ende der Schwangerschaft gegen die anliegende Vera kaum mehr abzugrenzen ist.

Die eigenartigste Entwickelung aber zeigt die Serotina; an ihr bildet sich nämlich die Placenta aus.

Ueber die Entwickelung des Amnion und Chorion beim Menschen ist hinzuzufügen, dass die Vereinigungsstelle der Amnionfalten über dem hinteren Ende des Embryo gelegen ist und dass an dieser Stelle ein Verbindungsstrang zwischen Chorion und Amnion bestehen bleibt, der sogenannte Bauchstiel, in dem die Allantois gelegen ist.

Die Allantois hat nämlich nicht, wie bei anderen Säugetieren, die Form einer grossen Blase, die durch einen dünneren Stiel mit dem Enddarm in Zusammenhang steht, sondern sie bildet einen ganz rudimentären, epithelialen Zellstrang, der vom Enddarm aus sich in den erwähnten Bauchstiel erstreckt; an ihr laufen die Nabelgefässe. Indem die Allantois im Bauchstiel verläuft, hat sie die Aufgabe, die Nabelgefässe bis an das Chorion und seine Zotten heranzuführen.

Im Gegensatz zum Allantoissack ist der Amnionsack bedeutend ausgedehnt durch Ansammlung einer

eiweisshaltigen Flüssigkeit, des Fruchtwassers, in dem der Foetus ziemlich frei schwimmt und Bewegungen ausführen kann. Durch diese Ausdehnung wird das Amnion dicht an das Chorion gedrückt, und auch die Placenta, die sich aus einem Teil des Chorion entwickelt, ist an ihrer foetalen Seite vom Amnion überzogen. Gegen Ende der Schwangerschaft liegen also dicht aufeinandergepresst die Eihäute in folgender Reihenfolge (von innen nach aussen): Amnion, Chorion, Reflexa, Vera bezw. an der Placentarstelle: Amnion, Placenta.

4. Die Placenta.

Man unterscheidet die mütterliche und die foetale Placenta: erstere bildet sich aus der Decidua serotina, letztere aus dem ihr anliegenden Abschnitte des Chorion.

Die foetale Placenta besteht aus dem Chorion (Membrana Chorii) und seinen stark gewucherten und verzweigten Zotten. Ihre Verzweigungen heften sich zum Teil fest an die mütterliche Placenta an (Haftwurzeln), zum Teil ragen sie frei in noch zu besprechende Hohlräume derselben hinein (freie Ausläufer). Jede Zotte besitzt eine Arterie, die sich am Ende der Zotte in eine Capillarschlinge, und dann in eine abführende Vene fortsetzt. Das Blutgefässystem des Foetus ist also in der Placenta in sich völlig abgeschlossen und communiciert nicht mit den mütterlichen Blutbahnen.

An der mütterlichen Placenta, der umgewandelten Serotina, unterscheiden wir am besten 3 Schichten. Die äusserste, unmittelbar der Uterusmuskulatur anliegende, entspricht der spongiösen Schicht der Decidua, und besteht aus erweiterten Drüsenräumen und Bindegewebssepten. Sie ist es, die bei der Ablösung der Placenta bei der Geburt zerreisst. Weiter einwärts folgt die drüsenlose,

compacte Schicht. Ihre Oberfläche ist nicht glatt, sondern zeigt zahlreiche Vertiefungen, die durch Scheidewände von einander getrennt sind. Dann folgt noch die Schicht der erweiterten Capillaren, das ist ein weiter, mit mütterlichem Blut

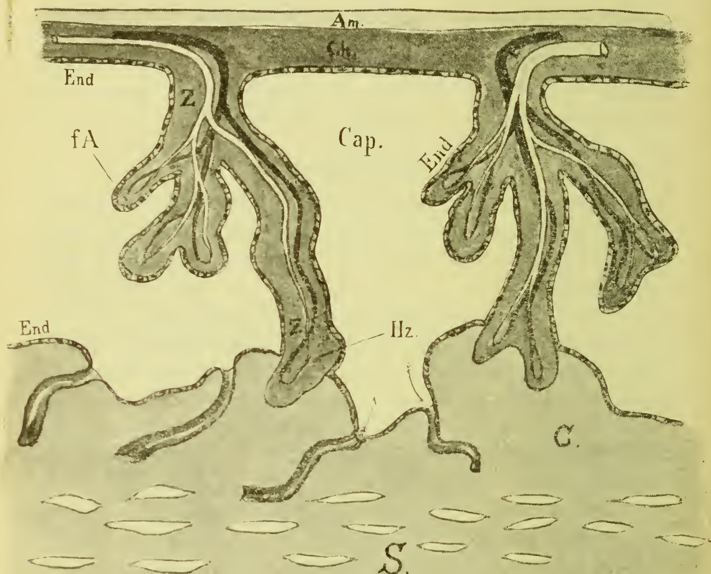


Fig. 24. Schema der Placenta.
Am. Amnion. Ch. Chorion. End. Endothel der erweiterten mütterlichen Capillaren. Z. Zotte. Hz. Haftzotte. fA. freier Ausläufer. Cap. erweiterte mütterliche Capillare. C. S. compacte u. spongiöse Schicht der Uterusschleimhaut. Das Chorionepithel ist nicht gezeichnet.

gefüllter Hohlraum, der zwischen der eben genannten Schicht und der foetalen Placenta gelegen ist. Die Zotten ragen in ihn hinein, und man nennt ihn deshalb auch den intervillösen Raum. Die Arterien und Venen der mütterlichen Placenta

münden frei in diese Hohlräume hinein, ohne sonst durch Capillaren verbunden zu sein; man hat sie also als colossal erweiterte Capillaren des mütterlichen Blutgefässsystems aufzufassen. Ihre Wand wird von einem Endothel gebildet, das einerseits die compacte Schicht, andererseits die foetalen Zotten überzieht. Die Zotten sind also von einer doppelten Lage epithelartiger Zellen überzogen: dem eigentlichen Chorionepithel und dem eben erwähnten Endothel. Das Chorionepithel nennt man auch die Langhans'sche Zellschicht, das Endothel heisst auch das Syncytion*), weil man keine Zellgrenzen an ihm erkennen kann.

Also auch der Kreislauf in der mütterlichen Placenta ist in sich völlig abgeschlossen, und der Austausch von mütterlichen und kindlichen Blutbestandteilen kann nur durch Diffusion stattfinden, und zwar durch folgende Wand hindurch: 1) das Endothel der mütterlichen Capillaren, 2) das Epithel der foetalen Zotten, 3) das Endothel der foetalen Capillarschlingen, welche in den Zotten dicht unter dem Epithel liegen.

Der Sitz der Placenta ist gewöhnlich am Fundus uteri, doch kommen ausnahmsweise auch tiefer sitzende Placenten vor, die den inneren Muttermund verlegen (Placenta praevia) und Anlass zu gefährlichen Blutungen geben.

Die ausgestossene Placenta stellt ein scheibenförmiges, 15—20 cm im Durchmesser messendes, weiches Gebilde dar, das auf der foetalen Seite infolge des Amnionüberzuges spiegelglatt erscheint. Die uterine Fläche wird, da die Zerreissung in der spongiösen Schicht stattgefunden hat, von der compacten Schicht der mütterlichen Placenta gebildet. Sie ist in einzelne „Cotyledonen" zerklüftet.

---

*) σύν zusammen, κυτός = Zelle.

5. Der Nabel und die Nabelschnur.

Schon früher haben wir am Nabel den Hautnabel und den Darmnabel unterschieden. An ersterem schlägt sich die Haut des Embryo in das Amnion um, letzterer ist der Verbindungsstiel des Darmes mit dem Dottersack. Zwischen beiden liegen die beiden Mittelblätter, die ausserembryonale Leibeshöhle zwischen sich fassend, und Bindegewebe mit den Nabelgefässen. Ausserdem erstreckt sich durch den Nabel die Allantois (der Urachus) hindurch.

Der Darmnabel verliert um so mehr seine Bedeutung, je mehr sich der Dottersack und Dottergang zurückbildet. Dieser stellt nämlich beim reifen Foetus nur noch einen winzigen Epithelstrang dar, der einerseits mit dem Darm zusammenhängt, andererseits blind in der Nabelschnur endet. (Fig. 22.)

Der im Nabel gelegene Teil der Leibeshöhle ist späterhin durch Verklebung der Wand gänzlich verschwunden. Die Allantois ist beim Menschen ohnehin nur rudimentär entwickelt. Demnach besteht im wesentlichen der Nabel und die mittlerweile durch Längenwachstum aus ihm entstandene Nabelschnur nur aus dem Amnion und dem die Gefässe führenden Bindegewebe.

Die wesentliche Aufgabe der Nabelschnur ist es, die Gefässverbindung zwischen dem Foetus und der Placenta herzustellen. Sie ist im ausgebildeten Zustande etwa 50—60 cm lang und spiralig gedreht. Ihre Anheftung an die Placenta ist gewöhnlich eine centrale (Insertio centralis), doch häufig auch eine marginale; bisweilen erstreckt sie sich überhaupt nicht direkt bis zur Placenta, sondern heftet sich an einem in der Nähe derselben gelegenen Punkte der Eihäute an und sendet von hier aus einzelne Blutgefässzweige nach der Placenta (Insertio velamentosa).

Auf einem Querschnitt durch die Nabelschnur

erkennt man den Amnionüberzug, das Bindegewebe, welches den ausgesprochenen Typus des embryonalen Bindegewebes hat (gallertige Grundsubstanz, sternförmige Zellen), auch Wharton'sche Sulze genannt; in ihm die beiden Arteriae umbilicales (Aeste der A. hypogastrica) und die

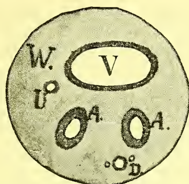


Fig. 25. Querschnitt durch die Nabelschnur.
W Whartousche Sulze. V. Vena umbilicalis. A. A. Arteriae umibilicales. D. Dottergang.

eine Vena umbilicalis (welche, zum Teil durch den Leberkreislauf hindurch, in die Vena cava inferior läuft); ferner Reste des Dotterganges (auch der Dottergefässe) und der Allantois (des Urachus).

XV. Die Entwickelung des Darmsystemes.

Wir haben den Darmkanal in einem Zustande verlassen, wo er ein an der ventralen Seite des Embryo gelegenes, gerade gestrecktes Rohr darstellt, welches vorn blind endigt und hinten nach dorsal vermittelst des Canalis neurentericus in das Nervenrohr übergeht. Es war schon erwähnt, dass der letztere eine vergängliche Bildung darstellt, so dass bald der Darmkanal ein an beiden Enden geschlossenes Rohr ist. Um ihn für seine Function fähig zu machen, erfährt er mehrere Umbildungen; er erhält Oeffnungen nach aussen, er wächst stark

in die Länge, aus seiner Wand stülpen sich die Darmdrüsen aus.

Die Oeffnungen des Darmrohres sind:
1) die Mundöffnung,
2) die Schlundspalten,
3) die Afteröffnung.

I. Die Entwickelung des Mundes.

Um die Bildung des Mundes zu verstehen, sei vorläufig schon erwähnt, dass der vorderste Teil des Nervenrohres sich nach ventral gegen den hinteren Teil abbiegt, so dass ein Höcker am Vorderende des Embryo entsteht.

Die erste Anlage des Mundes ist eine Einbuchtung des Ektoderms an der ventralen Seite

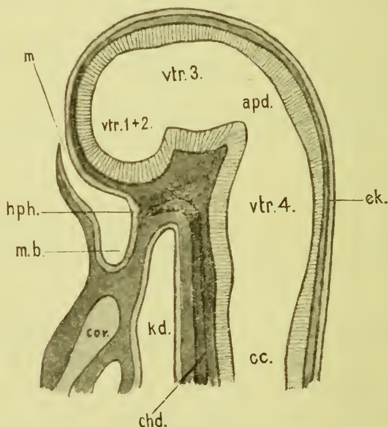


Fig. 26. Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo (nach Mihalkovics).
m. Mundöffnung. mb. Mundbucht. hph. erste Andeutung der Hypophysentoche. kd. Kopfdarm. chd. Chorda dorsalis. vtr. Ventrikel. cc. Centralkanal des Rückenmarks. ek. Ektoderm.

des Embryo, unmittelbar hinter (caudalwärts von) dem vorderen umgebogenen Ende des Nervenrohres, die sog. Mundbucht. Sie wächst dem blinden Ende des Darmes entgegen (Fig. 26), die sich

berührenden Flächen verschmelzen und reissen ein unter Bildung einiger Fetzen, der primitiven Gaumensegel, die keinen dauernden Bestand haben.

Die äussere Form des Mundes gestaltet sich nun derart, dass er von 5 Wülsten begrenzt wird. (Fig. 27.)

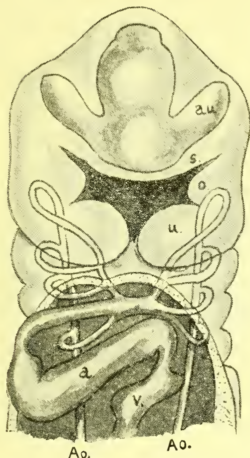


Fig. 27. Frontalansicht eines menschlichen Embryo nach His.
au. Augenblase. s. Stirnfortsatz. o. Oberkieferfortsatz. u. Unterkieferfortsatz. a. Atrium. v. Ventrikel. Ao. Aorta.

Die Begrenzung nach vorn, gegen das Gehirn hin, bildet sich zu einem vorspringenden Wulst aus und wird als Stirnfortsatz bezeichnet. Hinter ihm liegen die paarigen Oberkieferfortsätze, hinter diesen die Unterkieferfortsätze. Alle vier Kieferfortsätze zusammen bezeichnet man auch als den Kieferbogen.

Die Rinne, welche den Stirnfortsatz vom Oberkieferfortsatz trennt, ist die Augennasenrinne; die zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz gelegene Rinne entspricht dem späteren Mundwinkel.

2. Die Entwickelung der Kiemenspalten.

Hinter der Mundbucht, in der Halsgegend des Embryo, bilden sich mehrere hinter einander gelegene spaltförmige Durchbrechungen der Darmwand nach der ventralen Seite des Embryo zu. Sie entstehen dadurch, dass der Darm tiefe Ausbuchtungen (innere Schlundfurchen) gegen das Ektoderm hin bildet und das Ektoderm diesen seichte Einbuchtungen (äussere Schlundfurchen) entgegenschickt. Beide berühren sich, es bildet sich,

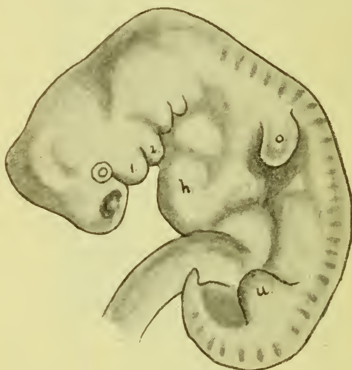


Fig. 28. Junger menschlicher Embryo (nach His).
h. Herz. o. obere, u. untere Extremität. 1, 2 Kiembögen.

wie beim Munde, eine dünne Membran, welche einreisst. So sind die Schlundspalten gebildet. Ihre Anzahl beträgt bei den höheren Wirbelthieren 4, bei niederen aber mehr. Sie werden begrenzt von den Schlundbögen oder Kiemenbögen (Fig. 28, 1, 2).

Bei den Fischen legt sich nun die Schleimhaut der Kiemenbögen in Falten und entwickelt zahlreiche Blutgefässe unter ihrer Oberfläche, welche mit dem sie umspülenden Wasser in Gasaustausch treten können: kurz, es entwickeln sich die Kiemen.

Bei den höheren Wirbeltieren dagegen schliessen sich die Schlundspalten sehr frühzeitig wieder und hinterlassen nur Furchen, welche von den Schlundbögen begrenzt werden.

Als ersten Schlundbogen oder Kieferbogen bezeichnet man den vor der ersten Schlundspalte, zwischen ihr und dem Munde gelegenen Schlundbogen, als zweiten Schlundbogen oder Zungenbeinbogen den zwischen der ersten und zweiten Schlundspalte gelegenen, dann folgt der dritte und vierte Schlundbogen.

Anfangs liegen die Schlundbögen alle hinter einander; es wachsen aber die ersten beiden stärker als die letzten beiden, so dass man bald äusserlich nur den Kiefer- und Zungenbeinbogen sieht, die beiden anderen aber von ihnen verdeckt sind. („Die Schlundbögen rücken wie die Züge eines Fernrohres über einander.“) Durch dieses Ueberwuchern der beiden vorderen Schlundbögen entsteht in der Halsgegend eine tiefe Bucht, der Sinus cervicalis oder die Halsbucht; die beiden letzten Schlundbögen liegen im Grunde derselben, äusserlich nict mehr sichtbar.*) Aus dem Zungenbeinbogen wächst dann der sogen. Kiemendeckelfortsatz nach hinten aus und verwächst mit der Brustwand. Damit ist der Sinus cervicalis zu einer Höhle geschlossen, in welcher der dritte und vierte Schlundbogen liegt.

3. Die Entwickelung des Afters.

1. Beim Frosch. Auf die S. 27 beschriebene Weise gehen aus dem Urmund zwei Oeffnungen hervor, deren vordere der Canalis neurentericus, deren hintere der After ist. Das Gebiet des Urmundes, welches zwischen diesen beiden Oeffnungen

---

*) Man kann sich dies anschaulich machen, indem man sich in Fig. 28 1 und 2 stark vergrössert denkt.

liegt, schliesst sich ganz und springt bald als ein kleiner Höcker, die Schwanzknospe vor. Dieser wächst bedeutend nach hinten in die Länge und bildet den Schwanz der Kaulquappe. Er muss dabei dorsal an der Afteröffnung vorbeiwachsen, so dass der After, welcher ursprünglich ganz hinten am Embryo liegt, nach Ausbildung des Schwanzes an die ventrale Seite der Schwanzwurzel zu liegen kommt.

Der Schwanz wird also durch eine an der Rückenseite des Embryo entstehende Schwanzknospe gebildet und enthält demnach alle Organe, welche an der Rückenseite liegen. Er setzt sich zusammen aus dem Ektoderm, dem Nervenrohr, der Chorda dorsalis (und Bindegewebe). Aber auch der Darmkanal setzt sich ursprünglich eine Strecke weit in den Schwanz als sog. postanaler oder Schwanzdarm fort, der aber keinen bleibenden Bestand hat.

2. Beim Hühnchen (und den Säugetieren). Dieselbe Rolle wie beim Frosch der Urmund, spielt beim Hühnchen die Primitivrinne. Diese liegt auf späteren Stadien als sog. Primitivstreif ganz hinten am Embryo (Tafel II, Fig. 3), so dass ihn das hintere Ende der Medullarwülste noch zum Teil zwischen sich fasst. Aus seinem vorderen, im Bereich der Medullarwülste gelegenen Teil wird auch hier der Canalis neurentericus, aus seinem hintersten Abschnitt der After, der zwischen beiden gelegene Teil verklebt ganz und bildet die Schwanzknospe, welche auch hier dorsal über den After herüberwächst, so dass auch hier der After an die ventrale Seite der Schwanzwurzel zu liegen kommt.

Der After bleibt aber nicht gleich von Anfang an eine durchgehende Oeffnung, sondern er verschliesst sich wieder durch die sog. Aftermembran, welche erst später wieder einreisst, ähn-

lich wie bei der Bildung des Mundes. Deshalb durfte oben mit Recht gesagt werden, dass zu einer gewissen Zeit der Darmkanal ein vorn und hinten blind endendes Rohr darstellt.

4. Die weitere Entwickelung des Darmkanals.

Die weitere Entwickelung des Darmes hat im Wesentlichen eine Vergrösserung seiner Oberfläche zum Zweck. Das wird erreicht

1. durch ein starkes Längenwachstum,
2. durch Faltenbildungen, welche die Zotten liefern,
3. durch Ausstülpungen des Epithels, was zur Bildung der grossen Darmdrüsen führt.

A. Die Umbildungen in der Mundhöhle und im Schlunddarm.

1. Die Entwickelung der Zähne.

Man kann die Zähne als verknöcherte Schleimhautpapillen auffassen. Wie eine Papille, bestehen sie ursprünglich aus einem epithelialen Ueberzug, welcher den Schmelz produciert und einer bindegewebigen Grundlage, die das Zahnbein und die Zahnpulpa liefert.

Das erste, wodurch sich die Entstehung der Zähne bemerkbar macht, ist das Auftreten der Zahnleiste. Das ist eine Wucherung des Epithels in die Schleimhaut hinein längs einer Linie, welche der Zahnreihe des Erwachsenen entspricht, im Ober- und Unterkiefer. An der Oberfläche der Schleimhaut macht sich die Zahnleiste durch eine seichte Rinne, die Zahnrinne, bemerkbar.

An der lateralen Seite der Zahnleiste treibt nun der Epithel derselben in regelmässigen Abständen einzelne Knospen, die beim weiteren Wachsen mit der Zahnleiste nur noch durch einen schmalen Hals in Zusammenhang bleiben; eine jede nimmt die Form einer Kappe, auf dem Querschnitte eines

Hufeisens an, dessen Convexität nach der Oberfläche der Mundschleimhaut hin gerichtet ist. Das nennt man das Schmelzorgan. Das Bindegewebe, welches von dem kappenförmigen Schmelzorgan überdeckt wird, ist die Zahnpapille. Schmelzorgan und Zahnpapille zusammen werden durch rings um sie verlaufende Bindegewebszüge, das Zahnsäckchen, von der Umgebung abgegrenzt.

Die Zellen der Schmelzorgane wandeln sich in verschiedener Weise um. Die der Zahnpapille unmittelbar aufliegende Schicht bildet eine Lage hoher cylindrischer Zellen, die Schmelzmembran. Die äussere Oberfläche des Schmelzorganes dagegen wird von einer Lage cubischer Epithelzellen gebildet. Zwischen diesen beiden Schichten wandeln sich die Epithelzellen zu sternförmigen, den Bindegewebszellen ähnlichen Elementen um, welche die Schmelzpulpa bilden (die nichts zu thun hat mit der Zahnpulpa!).

Von den Bindegewebszellen der Zahnpapille macht sich eine regelmässig, wie ein Epithel angeordnete Schicht dicht an der Innenfläche des Schmelzorgans bemerkbar: die Odontoblasten.

Die festen Bestandteile des Zahnes entstehen dadurch, dass die Odontoblasten nach aussen hin das Zahnbein abscheiden, und dass die Zellen der Schmelzmembran auf die Oberfläche des Zahnbeins mehrere Schichten von Schmelz ablagern. Um den unteren Teil der Zahnpapille, dessen Oberfläche nicht von Schmelz überzogen wird, verknöchert das umgebende Bindegewebe und liefert den Zahncement.

Der innerhalb der Odontoblastenschicht gelegene Teil der Zahnpapille bleibt weiches Bindegewebe und wird zur Zahnpulpa.

Die Zahnanlage kommt bei ihrem Wachsen der Schleimhautoberfläche des Mundes immer näher und durchbricht sie schliesslich (nach der Geburt).

Die Schmelzpulpa und das äussere Epithel des Schmelzorgans gehen allmählich zu Grunde, die Schmelzmembran liegt der Oberfläche des Schmelzes noch an und stösst sich bald ab.

Mit Ausnahme der Molarzähne werden alle Zähne im späteren Leben durch neue ersetzt. Die Anlagen der Ersatzzähne finden sich schon sehr frühzeitig im Embryonalleben als Zellwucherungen an der lateralen Seite der Zahnleiste, etwas weiter von der Oberfläche der Mundschleimhaut entfernt als die der Milchzähne.

Im 7. Lebensjahre beginnen sie stark zu wachsen und brechen schliesslich durch, indem gleichzeitig die Wurzeln der Milchzähne durch Resorption ihrer oberflächlichsten Schicht gelockert werden.

II. Die Speicheldrüsen entstehen als Ausstülpungen der Mundschleimhaut, welche durch fortgesetzte Sprossenbildung zu zusammengesetzten, acinösen Drüsen werden.

III. Die Zunge entsteht aus einer unpaaren vorderen und einer paarigen hinteren Anlage.

Die vordere Anlage ist ein Wulst, der sich vom Boden der Mundhöhle abhebt. Er liefert den ganzen vorderen, Papillen tragenden Teil der Zunge.

Die hintere Anlage besteht jederseits aus einem Höcker zwischen dem 2. und 3. Schlundbogen, also in der Gegend des Zungenbeinkörpers. Aus ihr ensteht der hintere, mit Balgdrüsen versehene Teil der Zunge. Die Verwachsungsstelle der vorderen und hinteren Anlage ist jene V-förmige Figur, auf deren Schenkeln die Papillae circumvallatae entstehen, und in deren Scheitel das Foramen coecum liegt.

IV. Die Schilddrüse entsteht aus einer unpaaren vorderen und einer paarigen hinteren Anlage. Die vordere Anlage ist eine Ausstülpung des Schlunddarms zwischen der vorderen und der hinteren Zungenanlage, also am 2. Schlundbogen. Durch Verästelung bildet sich eine Drüse, deren

Ausführungsgang, der Ductus thyreoglossus, zwischen der vorderen und der hinteren Zungenanlage in den Schlunddarm mündet. Die Mündungsstelle bleibt als das Foramen coecum der Zunge erhalten, der Rest des Ductus thyreoglossus geht gewöhnlich zu Grunde.

Die hintere Anlage geht aus einer Ausstülpung des Schlunddarms jederseits hinter dem letzten Schlundbogen hervor. Sie verlängert sich nach oben und verschmilzt mit der vorderen Anlage.

Ursprünglich ist die Schilddrüse eine zusammengesetzte, tubulöse Drüse. Dann treten aber die Tubuli mit einander in Verbindung und liefern ein Netzwerk, welches von Bindegewebe und Gefässen durchzogen wird. Schliesslich werden durch Bindegewebswucherungen die Epithelstränge in einzelne, von einander völlig getrennte Follikel zerschnürt. Damit ist der definitive Zustand erreicht.

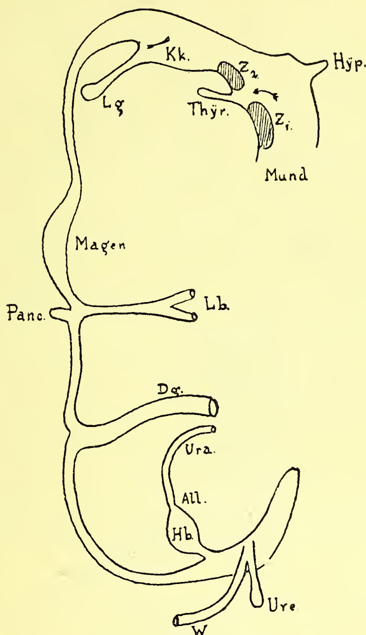
V. Die Thymus ist ein ursprünglich paariges Organ. Sie entsteht durch Wucherung des Epithels des im Sinus cervicalis gelegenen 3. (und 4.?) Schlundbogens. Die Wucherungen schnüren sich von ihrem Mutterboden ab und liefern eine traubige Drüse, die sich nach unten ausdehnt, so dass sie vor den Herzbeutel zu liegen kommt.

In diesem ersten Stadium hat die Thymus also den Bau einer echten Drüse. In ein zweites Stadium tritt sie, indem lymphoides Gewebe sie durchwuchert und die epithelialen Gebilde bis auf die sog. Hassalschen Körperchen (Perlkugeln) zurückdrängt. In dieser Weise vergrössern sich die beiden Lappen bis zum 2. Lebensjahr und verschmelzen zu einem unpaaren Organ.

Das 3. Stadium der Thymus wird gekennzeichnet in einer Durchwachsung mit Fettgewebe unter Rückbildung des lymphoiden Gewebes. In diesem Zustande findet sich die Thymus auch noch beim Erwachsenen.

VI. Die Entwickelung des Respirationsapparates. (Kehlkopf, Luftröhre, Lunge).

Der ganze Respirationsapparat ist ein abgeschnürter Teil des Darmtractus.



Figur 29.
Schematische Darstellung des embryonalen Darmtractus (nach His).
Hyp. Hypophyse. Z_1 vordere, Z_2 hintere Zungenanlage. Thyr. Thyreoidea. Kk. Kehlkopf. Lg. Lunge. Lb. Leber. Panc. Pancreas. Dg. Dottergang. Ura. Urachus. All. Allantois. Hb. Harnblase. W. Wolffscher Gang. Ure. Ureter.

Hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage macht sich an der ventralen Seite des Schlunddarms eine Ausbuchtung bemerkbar, welche, von der Innenseite des Schlunddarms gesehen, als eine in der Längsrichtung des Körpers verlaufende Rinne er-

scheint. Aus ihrem hinteren Ende wächst nach rechts und links je eine schlauchförmige Verlängerung in die Leibeshöhle hinein, deren Wand vorstülpend.

Dann schnürt sich die Rinne der Länge nach mit Ausnahme des vordersten Abschnittes vom Schlunddarm ab, wodurch die Spaltung desselben in Oesophagus und Trachea gegeben ist. Der vorderste Teil der Trachea gestaltet sich durch Knorpelbildungen in seiner Schleimhaut zum Kehlkopf um.*) Die beiden Ausstülpungen der Trachea sind die beiden Bronchen, von denen der rechte 3, der linke 2 Sprossen treibt. Jeder dieser Sprossen wird durch fortgesetzte dichotomische Teilung, nach Art einer acinösen Drüse zu einem Lungenlappen. Anfangs sind die Endkammern der Lunge alle in der Peripherie gelegen und stellen bläschenförmige Erweiterungen der Bronchen dar. Die Zerschnürung eines Bronchus beginnt jedesmal in dieser Endkammer und setzt sich eine Strecke weit auf den Stamm des Bronchus fort. Nachdem eine genügend grosse Zahl von Bronchen und Endkammern angelegt ist, erhalten die Kammern noch zahlreiche Ausbuchtungen in ihrer Wand, die Lungenalveolen, in denen sich das sonst hohe, flimmernde Bronchialepithel zu dem flachen respiratorischen Epithel abplattet.

Während ihres Wachsens stülpt die Lunge immer die Wand der Leibeshöhle vor sich her und erhält so einen serösen Ueberzug. Anfangs liegt die Lunge in der gemeinsamen Pleuroperitonealhöhle, unten an die Leber stossend. Von der Entwickelung des Zwerchfells, des Herzbeutels, des Mediastinums wird in einem späteren Kapitel noch die Rede sein.

---

*) Der Schildknorpel leitet sich wahrscheinlich von den Knorpeln der letzten Schlundbögen ab.

B. Die Umbildungen des hinteren Teiles des Darmkanals.

I. Magen, Dünn- und Dickdarm.

Ursprünglich ist das Darmrohr gerade gestreckt und besitzt überall annähernd gleiches Lumen. Das ändert sich aber sehr bald. Zuerst entsteht dicht hinter dem Schlunddarm eine Erweiterung, der Magen. Seine dorsale Fläche ist stärker gekrümmt und entspricht der Curvatura major, seine ventrale Fläche der Curvatura minor. Der hinter dem Pylorus gelegene Abschnitt des Darmes zieht dorsalwärts bis dicht an die Wirbelsäule und stellt die Anlage des Duodenum dar.

Der folgende Abschnitt des Darmes ist noch mit dem Dottergang (Fig. 30 Dg.) verbunden, der in der Nabelschnur liegt. Der Teil des Darmes,

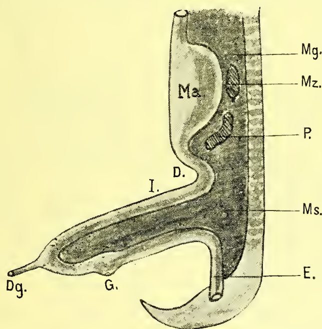


Fig. 30 (nach Toldt).
Ma. Magen. D. Duodenum. I. Dünndarm. Dg. Dottergang. G. Coecum. E. Enddarm. Mg. Mesogastrium. Mz. Milz. P. Pankreas. Ms. Mesenterium.

in welchen der Dottergang mündet, ist daher in der Gegend des Nabels fixiert und bleibt auch beim weiteren Längenwachstum des Darmes dort liegen. Infolge dessen legt sich der Darm in eine Schleife, deren Umbiegungsstelle am Nabel liegt. Sie zerfällt in einen absteigenden Schenkel, der vom Duo-

denum bis zum Nabel reicht, und einen aufsteigenden Schenkel, welcher wieder zurück bis in die Nähe des Duodenum zieht.

In einiger Entfernung vom Nabel entsteht nun am aufsteigenden Schenkel eine kleine Ausstülpung, welche zum Blinddarm wird (Fig. 30, G). Dadurch ist die Gliederung dieser Darmschleife in den Dünndarm und den Dickdarm gegeben. Auf den Dickdarm folgt dann noch ein gerade abwärts ziehender Endteil des Darmkanals, der die Flexura sigmoidea und das Rectum liefert.

Beim weiteren Wachsen machen die Teile gewaltige Veränderungen ihrer Lage durch. Der Magen macht eine doppelte Drehung: erstens dreht

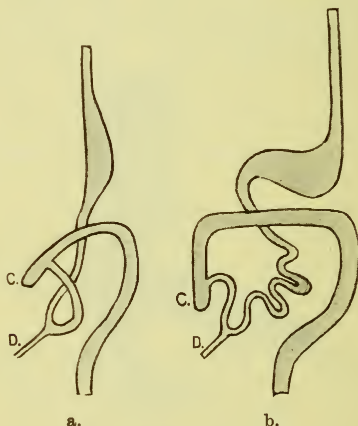


Fig. 31.
C. Coecum. D. Dottergang.

sich seine Längsachse aus der ursprünglich parallel zur Wirbelsäule verlaufenden in eine mehr quere Richtung, und zweitens dreht sich seine ursprünglich linke Seite nach vorn, die rechte nach hinten. Die letztere Drehung macht der Oesophagus zum Teil mit, und daraus erklärt es sich, weshalb beim

Erwachsenen der linke Nervus vagus vor, der rechte hinter dem Oesophagus und Magen gelegen ist.

Der Dünndarm wächst am stärksten von allen Teilen in die Länge und legt sich dabei in zahlreiche Schlingen. Mit ihm steht der Dottergang noch in Verbindung.

Der Anfangsteil des Dickdarms verlagert sich so, dass er vor dem Dünndarm in die Höhe steigt, so dass er der grossen Curvatur des Magens näher rückt (Fig. 31). Seine schon als Blinddarm bekannte Ausstülpung liegt anfangs nahe dem Pylorus, und gliedert sich durch ungleiches Wachstum in den eigentlichen Blinddarm und den Wurmfortsatz. Das Colon zerfällt erst in ein Colon transversum und descendens; später rückt der Blinddarm von der Magengegend weiter nach unten und es entsteht auch ein Colon ascendens.

II. Die Darmdrüsen.

Die grossen Drüsen des Darmes, Leber und Pankreas, sind Ausstülpungen des Duodenum. Dieses ist mit der hinteren Bauchwand durch das dorsale Mesenterium, mit der vorderen Bauchwand durch das ventrale Mesenterium, auch Leberwulst genannt, verbunden. Die Leber ist nun eine paarige Ausstülpung der vorderen Wand des Duodenum in das ventrale Mesenterium hinein, das Pankreas ist eine unpaare Ausstülpung der hinteren Duodenalwand in das dorsale Mesenterium hinein.

Die Entwicklung der Leber.

Die erste Anlage der Leber besteht in der Ausstülpung zweier Schläuche aus der Wand des Duodenum in das ventrale Mesenterium hinein. Es sind dies die beiden Ductus hepatici, welche durch vielfache Verzweigung eine grosse, paarige, tubulöse Drüse entstehen lassen, die ventral vom

Magen und Duodenum liegt. Der tubulöse Charakter der Drüse wird aber sehr bald verwischt, indem benachbarte Tubuli vielfach mit einander in Verbindung treten und ein Maschenwerk darstellen, welches von den Leberschläuchen oder Lebercylindern gebildet wird. Die Drüsengänge der Leber bilden dann ebenfalls ein Netzwerk; sie liegen in der Achse der Lebercylinder und haben ein sehr feines Lumen. Die Zwischenräume zwischen den Lebercylindern nehmen zahlreiche Blutgefässe ein, welche von der Vena omphalo-mesenterica herstammen.

Bei niederen Tieren (Reptilien) persistiert die Leber auf diesem Zustande; sie besteht aus einem dreifachen Netzwerk: 1) dem der Lebercylinder, 2) dem der Gallengänge und 3) dem der Blutgefässe.

Beim Menschen macht die Leber noch weitere Veränderungen durch. Die Zellen der Lebercylinder verlieren nämlich ihre regelmässige Anordnung um einen centralen Gallengang, sie fallen gleichsam durcheinander. So kommt es, dass erstens die sehr feinen Gallencapillaren sich überallhin zwischen die Leberzellen verzweigen, und zweitens, dass — abweichend vom Bau aller anderen Drüsen — eine einzige Leberzelle mehrere Gallenkapillaren begrenzt, und dass die Gallenkapillaren auf dem Querschnitte von nur zwei Leberzellen begrenzt werden.

Das Lebergewebe wird nun noch nachträglich in Läppchen oder Acini gruppiert. Diese Acini sind also ganz secundäre Bildungen und haben eine ganz andere Bedeutung als die Acini einer acinösen (alveolären) Drüse.

Die Einmündungsstelle des Ausführungsganges der Leber in das Duodenum ist ursprünglich paarig; beide Mündungen liegen aber sehr dicht bei einander und verschmelzen eine Strecke weit zu dem

unpaaren Ductus choledochus, welcher sich in die beiden Ductus hepatici teilt. Durch eine Ausstülpung aus dem Ductus choledochus entsteht der Ductus cysticus mit der Gallenblase.

Der rechte Leberlappen überflügelt den linken bald im Wachstum. Die ganze Leber erreicht beim Foetus eine kolossale Grösse, so dass sie alle anderen Eingeweide verdeckt.

Die Entwickelung des Pankreas.

Das Pankreas entwickelt sich aus der hinteren Wand des Duodenum in das dorsale Mesenterium hinein als eine langgestreckte Drüse von acinöser Structur. Ihre Längsachse fällt mit der des Magens zusammen und dreht sich mit dieser, ist also anfangs parallel zur Wirbelsäule, später quer. Zunächst besitzt das Pankreas einen vollständigen Bauchfellüberzug und liegt intraperitoneal, später aber rückt es der hinteren Rumpfwand näher und liegt dann extraperitoneal.

III. Der Bandapparat des Darmes.

Die Leibeshöhle ist ursprünglich paarig und liegt zu beiden Seiten des Darmrohrs. Dorsal und ventral liegen dem Darm als Scheidewände der rechten und linken Leibeshöhle der Länge nach Bindegewebsmassen an; die dorsale verbindet den Darm mit der Chorda dorsalis und der Muskelplatte, die ventrale mit dem Ektoderm; in der dorsalen entstehen die beiden Aorten, in der ventralen das Herz.

Mit der Erweiterung der Leibeshöhle werden diese Bindegewebsmassen schmaler und stellen ein Band dar, welches an der dorsalen und ventralen Seite des Darmes in der Medianebene befestigt ist. Man nennt es das dorsale und das ventrale Mesenterium.

Das dorsale Mesenterium bleibt seiner ganzen

Länge nach (mit Ausnahme des duodenalen Anteils) bestehen, das ventrale dagegen nur im vorderen Bereich des Darms bis zum Duodenum herab. Am Schlunddarm wird es zum vorderen Mediastinum, am Magen und Duodenum stellt es eine Bindegewebsmasse dar, in welche die Leber hineinwächst und die wir schon als Leberwulst kennen gelernt haben.

Mit der Lageveränderung der Eingeweide macht das Mesenterium ebenfalls starke Verlagerungen durch, es wird gleichsam vom Darm überallhin mitgezogen, indem nur der dorsale Ansatz des Mesenteriums, die Wurzel desselben, eine fixierte Lage hat.

So legt sich das Mesenterium des Dünndarms infolge der Schlingenbildung desselben in Krausen („Gekröse"). Das Colon zieht, wenn es in die Nähe des Magens emporsteigt, sein Mesenterium mit in die Höhe (Mesocolon). Das Duodenum allein nähert sich so sehr der dorsalen Rumpfwand, dass es sein Mesenterium verliert und extraperitoneal zu liegen kommt.

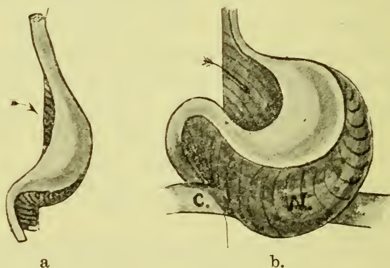


Fig. 32.
Entwickelung des Netzes. (Der Pfeil weist in den Netzbeutel hinein).
C. Colon transversum. N. Netz.

Schwieriger sind die Umbildungen des dorsalen Mesenterium des Magens, des Mesogastrium, zu verstehen. Es befestigt sich an der grossen Cur-

vatur des Magens, welche ja ursprünglich dorsalwärts sieht. Indem sich diese quer und mehr ventral lagert, zieht sie das Mesogastrium derartig aus, dass es hinter dem nunmehr quergestellten Magen eine Tasche bildet, die Bursa omentalis. Diese vergrössert sich noch bedeutend dadurch, dass ihre beiden Blätter (von denen jedes wiederum aus einer doppelten Lage des Peritoneum besteht) von der grossen Curvatur aus wie eine Schürze nach abwärts vor die übrigen Eingeweide herüberwächst und das grosse Netz bildet, dessen Blätter beim Erwachsenen bekanntlich alle unter einander und mit der vorderen Fläche des Colon transversum verklebt sind.

Das ventrale Mesenterium des Magens und des Duodenum wird durch die in ihm sich entwickelnde Leber in zwei Abschnitte getheilt: einen, der den Magen bezw. das Duodenum mit der Leber verbindet, das Ligamentum hepatico-gastricum und hepatico-duodenale oder Omentum minus, und einen, der die Leber mit der Bauchwand verbindet, das Ligamentum suspensorium hepatis, das sich in der Medianebene bis zum Nabel erstreckt und in dessen freiem Rande die Vena umbilicalis bezw. später das Ligamentum teres hepatis gelegen ist.

Durch das kleine Netz wird die Höhle des Netzbeutels noch vergrössert, indem hinter ihm ein Vorraum zum Netzbeutel, Atrium bursae omentalis, oder kleiner Netzbeutel, gelegen ist. Sein Eingang ist das unter der Leber gelegene Foramen Winslowii.

XVI. Die Entwickelung der Musculatur.

Aus den Urwirbeln gehen, wie auf Seite 42 beschrieben worden ist, zwei Abschnitte des Mesen-

chymkeimes hervor: nach dorsal (zu einer ziemlich späten Zeit) die Cutisplatte, nach ventral die skeletbildende Schicht. Der übrig bleibende Teil der Urwirbel ist die Anlage der Muskulatur. Die Zellen eines jeden Urwirbels strecken sich gemäss der Längsrichtung des Körpers in die Länge; die einzelnen, den Urwirbeln entsprechenden Muskelsegmente (Myomeren) sind durch bindegewebige Scheidewände von einander getrennt.

Jede der langgestreckten Zellen scheidet an ihrer Oberfläche eine Schicht ebenfalls längs verlaufender Muskelfibrillen ab; durch allmähliche Zunahme derselben wird das Protoplasma der Zellen verdrängt, und unter gleichzeitiger Vermehrung der Kerne wird jede Zelle in eine Muskelfaser umgewandelt.

Die ursprünglichste Anordnung der Muskeln bei den Wirbeltieren ist die eben beschriebene, in einzelnen hintereinander gelegenen Myomeren. Hieraus entwickelt sich durch complicierte Veränderungen die definitive Körpermusculatur. Die ursprünglichste Anordnung zeigen noch die Intercostalmuskeln. Die Musculatur der Extremitäten entsteht aus mehreren Ursegmenten, indem diese Fortsätze in die Extremitäten hinein bilden und sich dann weiter differenzieren.

Besonders compliciert ist die Bildung der Kopfmuskulatur. In jeden Schlundbogen erstreckt sich ein Teil des mittleren Keimblattes und gliedert sich in einen ventralen und dorsalen Abschnitt. Die Segmentierung betrifft hier nicht nur die Urwirbel, sondern auch die Teile, die den Seitenplatten des Rumpfes entsprechen. Auch aus diesen bilden sich Muskeln, die bei niederen Tieren zur Bewegung des Kiemenapparates dienen, bei höheren aber zu mannigfachen anderen Zwecken umgebildet sind. (Das motorische Gebiet des Trigeminus und Facialis.) Zu den von den Urwirbeln stammenden

Muskeln dagegen gehören z. B. die Augenmuskeln. Die verschiedene Herkunft der Muskeln giebt sich auch in ihrer Innervation kund, indem die Urwirbelmuskeln von ventralen, die Seitenplattenmuskeln von dorsalen Nerven versorgt werden. (Vgl. weiter unten).

XVII. Die Entwickelung des Skelettes.

I. Die Wirbelsäule.

Das ursprünglichste Achsenskelett der Wirbeltiere ist die Chorda dorsalis; alle Wirbeltiere besitzen sie, aber nur die niedersten (Amphioxus, Cyclostomen) benutzen sie während des ganzen Lebens als Stützorgan; bei allen anderen verliert sie diese Funktion und wird durch die Wirbelsäule ersetzt. Diese entsteht ganz und gar aus dem Mesenchym, und zwar aus demjenigen Teil, der sich von der ventralen Seite der Urwirbel aus entwickelt hat. Die Gliederung der Wirbelsäule in die einzelnen Wirbel entspricht aber nicht der Gliederung der Urwirbel; es entspricht vielmehr die Ausdehnung eines jeden Wirbels der Strecke von der Mitte eines Urwirbels bis zur Mitte des nächsten. Die Wirbel und die einzelnen Muskelsegmente, die sich aus den Urwirbeln bilden, alternieren also miteinander. Die Zweckmässigkeit dieser Einrichtung liegt darin, dass die Muskelsegmente auf diese Weise an je zwei benachbarten Wirbeln inserieren können.

Die Gliederung der Wirbelsäule ist aber nicht von vorne herein gleich ausgebildet. In seiner ersten Anlage stellt das künftige Achsenskelett eine bindegewebige Umhüllung der Chorda dorsalis dar, die sich weiter dorsalwärts verbreitet und dann das Centralnervensystem, Rückenmark und Gehirn,

einhüllt. Die häutige Wirbelsäule stellt also eine bindegewebige, einheitliche, ungegliederte Scheide dar, in der das Centralnervensystem geborgen ist. Ventral von diesem liegt in ihr die Chorda dorsalis.

Erst auf einem zweiten Stadium tritt eine Gliederung an der Wirbelsäule zu Tage. Es wandelt sich nämlich das Bindegewebe, aus dem allein sie ursprünglich besteht, in regelmässigen Abständen in Knorpelgewebe um, während der Rest bindegewebig bleibt. Jetzt besteht die Wirbelsäule aus einzelnen Knorpelstücken, die durch Bindegewebe von einander getrennt sind. Die Knorpelstücke sind die Anlagen der Wirbel, das Bindegewebe zwischen ihnen die der Zwischenwirbelscheiben.

Die Körper der Wirbel entstehen aus demjenigen Teil der häutigen Wirbelsäule, der die Chorda unmittelbar umgiebt. Mit dem Auftreten des festen Knorpels wird diese in ihrem Wachstum gehemmt, und nur die zwischen je zwei Wirbeln gelegenen Abschnitte der Chorda können sich weiter entfalten. Somit hat jetzt die Chorda eine perlschnurartige Beschaffenheit, indem die intravertebralen, dünneren Partien mit den intervertebralen Anschwellungen abwechseln. Die ersteren werden schliesslich gänzlich resorbiert, und es bleibt nur in jeder Zwischenwirbelscheibe ein Rest der Chorda dorsalis erhalten in Gestalt des Nucleus gelatinosus, eines weichen, gallertartigen Gewebes im Centrum des Ligamentum intervertebrale.

Der Teil eines jeden Wirbels, der das Rückenmark seitlich und dorsal umgiebt, stellt den Wirbelbogen dar. Als Ansatzstellen für die Muskeln und Bänder treten ferner die Querfortsätze und der Dornfortsatz in bekannter Weise als Knorpelstücke auf.

Die Bildung des Knorpels besteht darin, dass die Bindegewebszellen eine runde Gestalt annehmen

und eine homogene Grundsubstanz von fester, aber schneidbarer Consistenz um sich herum ausscheiden.

In ein drittes Stadium tritt die Wirbelsäule ein, indem der Knorpel zu Knochen wird. Die Verknöcherung beginnt schon im ersten Viertel des intrauterinen Lebens, ist aber erst in den ersten Lebensjahren beendet. Die Verknöcherung jedes Wirbels beginnt von drei Punkten aus, den sog. Knochenkernen. Einer liegt in der Mitte des Wirbelkörpers, und je einer in den beiden an den Körper anstossenden Enden des Wirbelbogens.

Die Verknöcherung besteht darin, dass Capillarschlingen in den gefässlosen Knorpel hineinwachsen, dessen Grundsubstanz auflösen und die Knorpelzellen frei machen. Ein Teil von diesen scheidet dann eine kalkige Grundsubstanz aus uud bildet Knochenbälkchen; ein anderer Teil füllt die zwischen den Bälkchen gelegenen Markräume aus (Markzellen).

Die drei Knochenkerne wachsen, je grösser sie werden, einander immer mehr entgegen, und auf einem gewissen Stadium besteht jeder Wirbel aus drei Knochenstücken, die durch wenig Knorpel noch von einander getrennt sind. Im ersten Lebensjahr erfolgt dann eine knöcherne Vereinigung der beiden Bogenhälften, dadurch, dass die Verknöcherung auf den Dornfortsatz fortschreitet. Die knöcherne Vereinigung des Bogens mit dem Körper findet erst im späteren Kindesalter statt.

Die Rippen bilden sich aus den bindegewebigen Septen zwischen den einzelnen Muskelsegmenten. Auch in ihrer Entwickelung treten die drei Stadien, das bindegewebige, das knorplige und das knöcherne hervor. Die Verknorpelung beginnt am dorsalen Ende der Rippe und schreitet ventralwärts fort. Die ventralen Enden der Rippen bleiben bekanntlich zeitlebens knorplig.

Die Rippen bilden sich längs der ganzen

Wirbelsäule, aber nur im Brustteil erreichen sie ihre volle Ausbildung. Am Halsteil sind sie kurz und mit den Querfortsätzen zum Teil verschmolzen; ja man versteht an den Halswirbeln unter „Querfortsatz“ den eigentlichen Querfortsatz zusammen mit dem Rippenfortsatz; daraus erklärt sich die Gabelung der Enden der „Querfortsätze“ (besser Seitenfortsätze) und das Vorhandensein des Foramen transversarium.

An den Lendenwirbeln ist das, was man gewöhnlich als Processus transversus, besser aber lateralis bezeichnet, entwickelungsgeschichtlich dem Rippenfortsatz gleichzustellen; das Analogon des eigentlichen Querfortsatzes der Brustwirbel hat man in dem Processus accessorius zu suchen.

Die am besten ausgebildeten Rippen der Brustwirbelsäule wachsen ganz bis auf die ventrale Seite des Körpers herüber und vereinigen sich hier jederseits in einer längs verlaufenden Knorpelleiste; durch gegenseitige Annäherung verschmelzen die beiderseitigen Leisten und liefern das knorplige Brustbein, welches später durch Auftreten zahlreicher Knochenkerne verknöchert.

Eine besondere Ausbildung erlangen die beiden ersten Halswirbel und die Sacralwirbel.

Die beiden ersten Halswirbel verwachsen nämlich derart mit einander, dass der Körper des 1. (Atlas) an den des 2. (Epistropheus) anwächst und gleichzeitig seine Verbindung mit dem ihm zugehörigen Wirbelbogen verliert. Der ursprüngliche Körper des ersten Halswirbel ist späterhin der Zahn des Epistropheus. Die beiden Bogenhälften des Atlas vereinigen sich dann auch vorn und schliessen sich zu einem Ring. Der Epistropheus ist also gleichsam ein Wirbel mit zwei Wirbelkörpern, der Atlas ein Wirbel ohne Körper.

Die fünf Kreuzbeinwirbel verschmelzen unter einander zu einem einheitlichen Stück, dem Kreuz-

bein, indem auch die Zwischenwirbelscheiben verknöchern. Dies geschieht aber erst zur Zeit der Pubertät. Die Massae laterales des Kreuzbeins sind durch eine Vereinigung der Sacralrippen (Seitenfortsätze der Sacralwirbel) entstanden. Die hinter dem Kreuzbein gelegenen Schwanzwirbel bleiben beim Menschen in ihrer Ausbildung bedeutend zurück und variieren auch in ihrer Anzahl (4 oder 5), wodurch sie sich als rudimentäre Organe erweisen.

2. Der Schädel.

In derselben Weise, wie sich um das Rückenmark die häutige, ungegliederte Wirbelsäule bildet, wird auch das Gehirn von der häutigen Schädelkapsel umgeben. Auch darin stimmt die weitere Entwickelung des Schädels und der Wirbelsäule überein, dass beide aus dem häutigen Stadium in das knorplige, dann in das knöcherne treten. Aber in zwei sehr wesentlichen Punkten besteht zwischen diesen beiden Teilen des Skeletts ein Unterschied: erstens nämlich entstehen bei der Verknorpelung keine den Wirbeln entsprechende Segmente, zweitens entsteht ein nicht unbedeutender Teil des Schädels auf eine ganz andere Weise, unabhängig von der knorpligen Schädelkapsel.

Der erstgenannte Unterschied ist schon bei sehr niederen Wirbeltieren vorhanden, bei den Selachiern; der zweite tritt uns erst bei höheren Wirbeltieren entgegen. Deshalb sei zur Erleichterung des Verständnisses kurz die Entwickelung des Schädels bei den Selachiern berührt.

Die häutige Schädelkapsel ist eine bindegewebige Hülle des Gehirns. In ihrem ventralen Teil liegt, wie bei der häutigen Wirbelsäule, die Chorda dorsalis, die aber nicht bis an das vordere Kopfende heranreicht. Man unterscheidet danach einen chordalen und einen praechordalen Teil

der Schädelkapsel (auch vertebral und evertebral genannt). In jedem dieser beiden Abschnitte tritt ein Paar an der Basis des Gehirns liegender, länglicher Knorpelstücke auf; im chordalen Abschnitt die beiden Parachordalknorpel, im praechordalen die beiden Praechordalknorpel (Rathkeschen Schädelbalken). Da das Gehirn vorn umgebogen ist, so bildet die Ebene, in der die Parachordalknorpel liegen, mit der Ebene der Praechordalknorpel einen Winkel.

Von diesen Knorpelstücken ausgehend, schreitet der Verknorpelungsprocess des häutigen Schädels weiter, die verschiedenen Knorpelstücke verwachsen miteinander, und schliesslich ist der Schädel von einer ungegliederten Knorpelkapsel eingehüllt, dem knorpligen Primordialcranium.

Bei höheren Wirbeltieren und auch beim Menschen erreicht die Ausbildung des knorpligen Primordialcraniums bei weitem nicht den Umfang wie bei den Selachiern, er wird nur der basale Abschnitte ausgebildet, während die Convexität des Schädels häutig bleibt. Nun ist aber bekanntlich später auch die Schädeldecke knöchern. Dieser Knochen ist aber nicht aus dem Knorpel des Primordialcranium entstanden, sondern durch direkte Verknöcherung des unter der Haut oder Schleimhaut gelegenen Bindegewebes. Demgemäss besteht der Schädel aus zwei entwickelungsgeschichtlich ganz verschiedenen Knochenarten: der grösste Teil der Basis entsteht aus dem knorpligen Primordialcranium durch sog. enchondrale Verknöcherung, in derselben Weise wie die knöchernen Wirbel aus den knorpligen; dagegen entsteht die Schädeldecke durch direkte Verknöcherung von Bindegewebe, ohne die Zwischenstufe der Verknorpelung. Die ersteren Knochen sind die Primordialknochen. Die letzteren bezeichnet man als Belegknochen (Deckknochen), weil sie

z. B. noch beim Frosch einen vom Primordialcranium abhebbaren Belag bilden.

Welcher Teil des Schädels entsteht nun aus dem Primordialcranium? In groben Zügen kann man sagen: die Kapseln der Sinnesorgane und der grösste Teil des Hinterhauptsbeines. Man unterscheidet danach am Primordialcranium eine Ethmoidal-, Orbital-, Labyrinth- und Occipitalregion.

Die Ethmoidalregion, die Kapsel für das Geruchsorgan, besteht aus der sog. Ethmoidalplatte, der knorpligen Nasenscheidewand und den Knorpeln der äusseren Nase. Die Ethmoidalplatte entspricht nicht nur dem Siebbein, sondern sie liefert auch den Körper des Keilbeins. Sie wird gebildet durch die Verschmelzung der beiden Praechordalknorpel. In der Medianebene bleibt zwischen diesen noch längere Zeit eine Lücke bestehen, durch welche eine Ausbuchtung der Wand der Rachenhöhle dem Trichter des Zwischenhirns entgegen wächst, die Hypophyse bildend. Nachdem sich die Hypophysentasche von der Rachenwand abgelöst hat, entsteht unter ihr eine nachträgliche knöcherne Vereinigung der beiden seitlichen Hälften, so dass die Hypophyse jetzt in der Schädelkapsel eingeschlossen ist.

Auch die grossen und kleinen Flügel des Keilbeins gehören dem Primordialcranium an und bilden die Orbitalregion desselben.

Die Labyrinthregion, die Kapsel des inneren Ohres, ist die Pyramide des Felsenbeines mit dem Processus mastoides. Die anderen Teile des Felsenbeines sind dagegen Belegknochen (nur der Processus styloides entsteht aus dem 2. Schlundknorpel).

Die Occipitalregion wird vom Hinterhauptsbein gebildet. Der obere, grössere Teil der Hinterhauptsschuppe ist jedoch ein Belegknochen.

Die Grenze zwischen Occipital- und Ethmoidal-

region ist das Dorsum ephippii. Der Winkel, den hier die obere Fläche des Keilbeinkörpers mit dem Clivus Blumenbachii bildet, entspricht dem Winkel zwischen Para- und Praechordalknorpel.

Dem Primordialcranium gehören aber ausserdem noch paarige Knorpelstäbe an, die sich aus dem Bindegewebe der ersten drei Schlundbögen bilden.

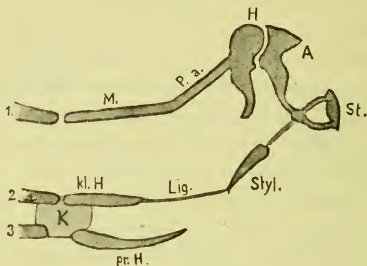


Fig. 33.
Schema der ersten drei Schlundbogenknorpel.
1, 2, 3 Region des 1., 2., 3. Schlundbogenknorpels. 1. M. Meckelscher Knorpel; P. a. processus anterior mallei; H. Hammer; A. Amboss. 2. kl. H. Kleines Zungenbeinhorn; Lig. Ligamentum stylohyoideum; Styl. Processus styloides; St. Steigbügel. 3. gr. H. Grosses Zungenbeinhorn; K. Körper des Zungenbeins.

Der Knorpel des 1. Schlundbogens ist bei den Selachiern das knorplige Gerüst des Unterkiefers; er besteht aus einem dorsalen Teil (Palatoquadratum) und einem ventralen, dem eigentlichen Unterkiefer, der gegen den dorsalen Teil in einem Gelenk beweglich ist. Auch beim Menschen gliedert sich der Knorpel des Kieferbogens in dieser Weise; der dorsale Abschnitt wird zum Amboss, der ventrale liefert den Hammer und den Meckelschen Knorpel, welche beide ursprünglich ein zusammenhängendes Knorpelstück darstellen, indem der lange Fortsatz des Hammers sich unmittelbar in den Meckelschen Knorpel fortsetzt. Das Gelenk zwischen Amboss und Hammer entspricht also dem Kiefergelenk der Selachier! Die Kieferknochen des

Menschen dagegen sind Belegknochen, die ohne Zusammmenhang mit dem Knorpel des Kieferbogens durch direkte Verknöcherung des Bindegewebes entstehen.

Der Knorpel des 2. Schlundbogens oder Zungenbeinbogens besteht ebenfalls aus mehreren Gliedern; aus dem dorsalen entstehen die Schenkel des Steigbügels, aus dem ventralen der Processus styloides, das Ligamentum stylo-hyoideum und das kleine Horn des Zungenbeins. Die drei zuletzt genannten Gebilde stehen auch später noch in unmittelbarem Zusammenhang.

Vom Knorpel des 3. Schlundbogens erhält sich nur der ventralste Abschnitt in Gestalt des grossen Zungenbeinhornes. Die Hörner des Zungenbeines werden durch ein unpaares Knorpel- (später Knochen-) stück mit einander verbunden, dem Körper des Zungenbeins.

Alle anderen, noch nicht aufgezählten Knochen des Schädels sind Belegknochen: Stirnbein, Scheitelbein, Schuppe und Pars tympanica des Schläfenbeins, der obere Teil der Hinterhauptsschuppe, der Ober- und Unterkiefer, Vomer, Thränen-, Nasen-, Gaumenbein.

Es ist also ersichtlich, dass Knochen, die am erwachsenen Schädel einheitlich erscheinen, durch Verschmelzung von Primordial- und Belegknochen entstanden sein können, z. B. das Hinterhauptsbein und Schläfenbein (gemischte Knochen).

Im Einzelnen gestaltet sich die Entwickelung der Schädelknochen folgendermassen:

Das Hinterhauptsbein ist ein gemischter Knochen. Sein primordialer Teil ist im knorpligen Zustande ein das Foramen magnum umgebender Ring. In diesem treten 4 Knochenkerne auf, welche vier, beim Neugeborenen noch durch Knorpelstreifen getrennte Knochen liefern: vor dem Foramen magnum entsteht das Occipitale basilare (Pars basilaris).

zu beiden Seiten des Foramen die Occipitalia lateralia (Partes condyloideae), hinter ihm das Occipitale superius, das dem unteren Teil der späteren Hinterhauptsschuppe entspricht. Der grössere obere Teil der Schuppe aber wird von einem Belegknochen, dem sog. Interparietale, gebildet, das von zwei Knochenkernen aus entsteht und schon vor der Geburt mit dem Occipitale superius zur Schuppe verschmilzt.

Das Keilbein besteht zum grössten Teil aus Primordialknochen. Der Körper des Keilbeins entsteht aus zwei Paaren hinter einander gelegener Knochenkerne und besteht daher aus einem vorderen und einem hinteren Stück, deren knöcherne Verwachsung beim Neugeborenen noch nicht ganz vollendet ist. Zur Seite des vorderen Teiles entsteht von mehreren Knochenkernen aus der kleine, zur Seite des hinteren ebenso der grosse Keilbeinflügel. Von letzterem wächst der Processus pterygoideus herab; aber nur die Lamina externa desselben ist ein Primordialknochen; die Lamina interna entsteht durch direkte Verknöcherung des submucösen Bindegewebes der Rachenwand und verwächst erst später mit der äusseren Lamelle.

Das Schläfenbein ist ein Complex sehr verschiedener Knochen.

Dem Primordialcranium gehören an die Pyramide und die Pars mastoidea. Zu diesen kommen zwei Belegknochen hinzu: 1) die Pars tympanica, die als ein nach oben nicht ganz geschlossener Ring (Annulus tympanicus) beim Neugeborenen das Trommelfell umgiebt und durch Verbreiterung den knöchernen Teil des äusseren Gehörgangs liefert. Zwischen diesem und der lateralen Fläche der Pyramide liegt ein Raum, die Paukenhöhle, deren Schleimhaut eine Ausbuchtung der zweiten inneren Kiemenfurche ist. 2) die Schuppe des Schläfenbeins.

Die Scheitelbeine, ebenso die beim Neugeborenen noch paarigen Stirnbeine sind ganz und gar Belegknochen.

Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind Primordialknochen und stellen den hinteren Teil der Kapsel des Geruchsorgans dar.

Das Thränenbein, das Pflugscharbein, das Nasenbein, das Gaumenbein, sind Belegknochen, die aus der Schleimhaut der Nasenkapsel ihren Ursprung nehmen, indem sie gleichzeitig den Knorpel der primordialen Nasenkapsel verdrängen. Auch das Pflugscharbein ist ursprünglich ein paariger Knochen zu beiden Seiten der primordialen, knorpligen Nasenscheidewand und verschmilzt unter gleichzeitigem Schwund dieses Knorpels zu einem unpaaren Knochen.

Der Oberkiefer ist ganz und gar ein Belegknochen und entsteht aus zwei Paaren von Knochen, die bei den meisten Säugetieren auch späterhin noch getrennt sind: den beiden Oberkieferknochen im engeren Sinne und den ursprünglich auch paarigen, später aber verschmelzenden Zwischenkieferknochen (Praemaxillaria). Erstere bilden sich aus dem Bindegewebe des Oberkieferfortsatzes, letztere aus dem des Stirnfortsatzes. Der Zwischenkiefer trägt die Schneidezähne und verwächst beim Menschen normaler Weise schon frühzeitig mit den beiden Oberkieferhälften in der sog. Sutura incisiva, deren in der Medianebene gelegener hinterster Punkt den Canalis incisivus bildet. Zwei vom Oberkiefer horizontal auswachsende Knochenplatten bilden zusammen mit entsprechenden Fortsätzen des Gaumenbeins den knöchernen Gaumen, indem sie in der Medianebene verschmelzen.

Durch diese Verschmelzung wird die Nasenhöhle von der Mundhöhle abgeschlossen. Findet die Vereinigung in der Medianebene nicht statt, so bleibt zwischen diesen beiden Höhlen eine Communication und man spricht von einem Wolfsrachen oder einer Gaumenspalte. Erstreckt sich

diese bis nach vorn, so liegt sie hier niemals in der Medianebene, sondern seitlich vom Zwischenkiefer, zwischen diesem und dem Oberkiefer.

Die Oberlippe ist eine Hautfalte am Rande des Zwischenkiefers und Oberkiefers. Ebenso wie zwischen diesen beiden Knochen eine Spalte bestehen bleiben kann, so ist es auch eine häufige Hemmungsmissbildung, dass die beiden Abschnitte der Lippen (entweder nur auf einer, oder auf beiden Seiten) nicht mit einander verwachsen. Man nennt das eine Hasenscharte. Diese liegt also stets seitlich von der Medianebene.

Als Skelett des Unterkiefers fungiert, wie schon erwähnt, bei den Selachiern der Knorpel des 1. Schlundbogens. Das Unterkiefergelenk entspricht unserem Hammer-Amboss-Gelenk. Der Unterkiefer des Menschen dagegen ist ein Belegknochen, welcher den Meckelschen Knorpel (S. 84) allseitig umschliesst und allmählich zum Schwund bringt. Nur der hinterste Teil desselben verknöchert und verschmilzt mit dem Belegknochen. Noch steht aber das Hammer-Amboss-Gelenk in Verbindung mit dem Meckelschen Knorpel und somit auch dem Unterkiefer. Das wird aber anders, wenn der Unterkiefer durch Bildung des Processus articularis sich an der Schuppe des Schläfenbeines eine neue Gelenkverbindung sucht: dann wird nämlich die Verbindung des Meckelschen Knorpels mit dem Hammer in einen Bindegewebsstrang zurückgebildet, der das Ligamentum mallei anterius und einen Teil des inneren Seitenbandes des Kiefergelenkes darstellt.

Einer Erklärung bedarf nun noch das eigentümliche Verhalten des Ligamentum ant. mallei (Processus longus mallei) und der Chorda tympani, dass sie nämlich durch eine Knochenspalte, die Fissura petrotympanica, hindurchtreten. Das liegt daran, dass die Pars tympanica des Schläfenbeins ein secundär entstandener Belegknochen ist. Man denke sich die Pars tympanica einmal fort, dann würden obige Gebilde zur Seite des Schläfenbeins verlaufen.

3. Die Extremitäten.

Die Extremitäten entstehen schon in den ersten Wochen der Schwangerschaft als kleine Höcker an

der ventralen Seite des Embryo. Die vorderen Extremitäten sind den hinteren immer im Wachstum voraus. Das Gewebe, aus dem sie zu Anfang bestehen, lässt noch keine histologischen Differenzierungen erkennen. Trotzdem aber ist es sicher, dass auch hier die Muskeln von den Ursegmenten sich ableiten, indem diese Fortsätze in die Extremitäten schicken, und das Bindegewebe und Skelett aus dem Mesenchym entsteht.

Die erste Gliederung der Gliedmassen besteht darin, dass sich die Hand vom Arm, der Fuss vom Bein unterscheiden lässt. Ursprünglich liegt die Streckseite beider Extremitäten dorsalwärts; die definitive Lage wird durch allmähliche Drehung der ganzen Extremität hergestellt.

Das Skelett des Extremitäten macht ein häutiges, knorpliges und knöchernes Stadium durch. Die Knorpel besitzen von Anfang an gleich ungefähr die definitive Form. Ihre Verknöcherung ist zum Teil ein sehr komplicierter Vorgang.

Am Schultergürtel kann man frühzeitig einen dorsalen Teil unterscheiden, die Scapula, und einen ventralen, der beim Menschen nur kümmerlich entwickelt ist in Gestalt des Processus coracoideus des Schulterblattes. Bei anderen Wirbeltieren stellt er einen besonderen, ventral bis zum Sternum reichenden Knochen (Os coracoideum) dar. Ob auch die Clavicula zu dem ursprünglichen, knorpligen Schultergürtel hinzuzurechnen, oder vielmehr als eine den Belegknochen des Schädels entsprechende Bildung anzusehen ist, ist noch zweifelhaft. Sie verknöchert nämlich am frühesten von allen Knochen des Körpers, in der 7. Woche.

Der Beckengürtel ist ebenfalls zuerst im knorpligen Zustande angelegt; durch Auftreten mehrerer Knochenkerne entsteht das Darmbein, Sitzbein und Schambein, die bis zur Pubertät noch durch Knorpelstreifen getrennt sind.

In der Verknöcherung der Knorpel der freien Extremität kann man zwei Typen unterscheiden:

1) Die kurzen Knochen verknöchern in ganz ähnlicher Weise wie die Wirbel, indem durch hineinwachsende Capillarschlingen die Knorpelgrundsubstanz aufgelöst und Knochenbälkchen und Markräume gebildet werden.

2) Die langen Röhrenknochen sind im knorpligen Zustande solide Cylinder ohne Markhöhle. Man unterscheidet an ihnen den mittleren Teil, die Diaphyse, von den beiden Enden, den Epiphysen. Zu einer gewissen Zeit lagert das Perichondrium der Diaphyse nicht mehr neuen Knorpel, sondern Knochenlamellen ab. Dadurch wird der Knorpel der Diaphyse in eine knöcherne Scheide eingehüllt. Der Knorpel wird nun durch eindringende Gefässschlingen seinerseits, wie an den kurzen Knochen, in spongiösen Knochen verwandelt. Der Knochen wächst dann durch periosteale Auflagerungen in die Dicke, während gleichzeitig die knorpligen Epiphysen das Längenwachstum bedingen. Wenn der Knochen eine gewisse Dicke erreicht hat, werden die innersten Knochenbälkchen aufgelöst und durch einen zusammenhängenden, grossen Markraum ersetzt. Je dicker der Knochen wird, desto gröser wird der Markraum. Ferner entsteht später auch in den Epiphysenknorpeln ein Knochenkern und vergrössert sich derart, dass Knorpel nur noch an der Oberfläche als Gelenkknorpel und zwischen Diaphyse und Epiphyse als Epiphysenknorpel bestehen bleibt. Dieser letztere allein vermittelt dann das Längenwachstum der Röhrenknochen und bleibt bis zur Zeit der Pubertät als Knorpel erhalten. Nach dieser Zeit ist ein Längenwachstum des Knochens nicht mehr möglich.

Die Gelenke zwischen den einzelnen Skeletteilen entstehen dadurch, dass das Zwischengewebe

zweier benachbarter Knochen einerseits aussen eine derbere Membran, die Gelenkkapsel und die Bänder liefert, andererseits innen erweicht und resorbiert wird und so die Gelenkhöhlen erzeugt.

XVIII. Die Entwickelung des Gefässsystems.

Auf welche Weise im Allgemeinen die Gefässe beim Embryo gebildet werden, ist schon früher (S. 43) besprochen worden. Wir müssen jetzt noch im Einzelnen ihre ursprüngliche Anordnung und die sich aus ihr ergebenden definitiven Umbildungen kennen lernen.

Bei den Wirbeltieren findet sich im dorsalen und im ventralen Mesenterium je eine grosse Gefässanlage: dorsal die Aorta, ventral das Herz.

1. Das Herz.

Die anfängliche Lage des Herzens ist ganz vorn, im Bereich des Kopfes. Während der Kopfdarm noch nicht zum Rohr geschlossen ist, sondern noch eine nach dem Dotter zu offene Rinne bildet, entsteht seitlich von den beiden Rändern dieser Rinne im Mesenchym je ein kleiner Spalt (Tafel II, Fig. 8, H.), der sich allmählich zu einer geräumigeren Höhle vergrössert; mit dem Tieferwerden der Darmrinne nähern sich diese beiden Hohlräume unter gleichzeitiger Vergrösserung, und mit dem Verschluss des Darmrohrs verschmelzen auch sie zu einer einheitlichen Höhle, die im ventralen Mesenterium liegt und die Anlage des Herzens darstellt (Tafel II, Fig. 9, H). Sie erweitert sich in kurzer Zeit derartig, dass sie die dünne vordere Rumpfwand stark vorbuchtet und ganz ausserhalb des embryonalen Körpers zu liegen scheint.

Die Wandung dieses Hohlraumes wird von einer Lage platter Zellen gebildet, die dem Endothel der übrigen Gefässe entspricht und zum Endocard wird. Aus dem umgebenden Mesenchym entsteht das Myocard.

Auf diesem Stadium bildet das Herz einen von vorn nach hinten gestreckten Schlauch, der aber bald infolge stärkeren Wachstums eine S-förmige Krümmung annimmt (Fig. 27). Man unterscheidet an ihm einen vorderen, arteriellen Teil — er setzt sich nach vorn in die beiden Aortenbögen fort, die nach dorsal in die primitiven Aorten umbiegen — und einen hinteren venösen Teil, der die beiden Venae omphalo-mesentericae aufnimmt.

Die Krümmung des Herzschlauches wird immer bedeutender, so dass sich der arterielle und der venöse Teil einander bedeutend nähern; dann liegt der venöse Teil links und dorsal, der arterielle rechts und ventral. Beide Abschnitte setzen sich durch eine Einschnürung von einander deutlich ab: dann bezeichnet man den venösen Teil als Vorhof, den arteriellen als Kammer, die verengte Uebergangsstelle als Ohrkanal, dessen Oeffnung ein quergerichteter Spalt ist.

Der Vorhof besitzt anfangs ein weiteres Lumen, als die Kammer. Als Ausbuchtungen seiner Wand entstehen die beiden Herzohren, welche sich um die Kammer herumlegen. Später wird der Vorhof durch eine von oben nach unten durchschneidende Scheidewand in den rechten und linken Vorhof zerlegt, derart, dass die Mündungen der grossen Körpervenen in den rechten, die der Lungenvenen in den linken Vorhof fallen.

Die Scheidewand der Vorhöfe besitzt in ihrer Mitte ein Loch, das als Foramen ovale bis zur Geburt bestehen bleibt und für das Zustandekommen des foetalen Kreislaufes von grosser Bedeutung ist.

Durch die Scheidewand wird auch der Ohr-

kanal in zwei Hälften zerlegt, die beiden Atrioventricular-Ostien.

Die Kammer erfährt frühzeitig eine starke Verdickung ihrer Muskulatur, die jedoch nicht eine compacte Masse, sondern ein durch viele Hohlräume ausgezeichnetes, maschenartiges Gewebe darstellt. Auch sie erleidet die Scheidung in eine rechte und linke Hälfte, indem von unten her eine Scheidewand emporwächst und die Atrioventricularöffnung gerade in der Mitte trifft, so dass das Septum der Kammern als eine Forsetzung des der Vorhöfe erscheint.

Aeusserlich markiert sich die Scheidewand der Ventrikel als Sulcus interventricularis.

Die Klappen der Atrioventricularöffnung machen sich schon frühzeitig als einfache Endocardwülste am freien Rande der Oeffnung bemerkbar. Nach der Teilung des Ostium werden sie noch bedeutend umfangreicher, indem die Muskelwand des Herzens zu ihrer Vergrösserung beiträgt. Dieser Vorgang beruht auf der maschigen Struktur der Herzmuskulatur. Während nämlich die äusseren Lagen der Muskulatur späterhin wieder zu einem derben, compacten Gewebe werden, nimmt die Auflockerung der inneren Muskelschichten immer mehr zu; durch die vielen Maschenräume wird gleichzeitig das Volumen der Kammerhöhle vergrössert. Die Umgebung der Atrioventricularostien und die Muskelzüge, die von unten her an sie heranreichen, werden dabei in ein sehniges Gewebe umgebildet: die Atrioventricularklappen und die Chordae tendineae.

Eine dritte Scheidewand zerlegt den Truncus arteriosus in die Aorta und die Arteria pulmonalis. Wo dieses Septum die Kammer erreicht, setzt es sich in das der Kammern fort und stellt hier die Pars membranacea septi ventriculorum dar.

Die Semilunarklappen sind schon vor der

Teilung des Arterienstammes in Gestalt endothelialer Wülste vorhanden, die später ihre charakteristische Form annehmen.

2. Die Arterien.

Der ventral gelegene Truncus arteriosus setzt sich nach dorsal in die beiden primitiven Aorten fort, und in jedem Schlundbogen verläuft eine

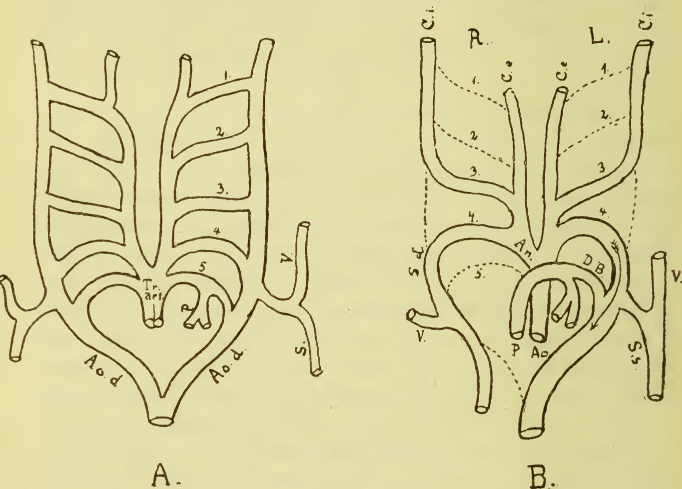


Fig. 34.
Schema des arteriellen Gefässsystems. (Nach Rathke).
1, 2, 3, 4, 5 Schlundbogengefässe. An A. anonyma. Ao. Aorta, Ao. d. Aorta descendens. c. e. Carotis externa. c. i. Carotis interna. D. B. Ductus Botalli. P. A. pulmonalis. s. A. subclavia. sd. A. subclavia dextra, ss. A. subcl. sinistra. Tr. art. Truncus arteriosus. V. A. vertebralis. R. Rechts, L. Links.

Arterie, welche den dorsalen und den ventralen Teil des grossen arteriellen Gefässes verbindet (Fig. 27, p. 59). Die Anordnung des Arteriensystems ist jetzt noch auf beiden Körperseiten völlig symmetrisch. Bei den durch Kiemen atmenden Wirbeltieren versorgen zahlreiche Verästelungen der Schlundbogengefässe die respirierende Schleimhaut

der Kiemen; bei den höheren Wirbeltieren erleiden sie tiefgreifende Veränderungen. Sie bestehen darin, dass symmetrisch angelegte Gefässe späterhin durch ungleichmässiges Wachstum unsymmetrisch werden. Das Nähere ersieht man am leichtesten aus nebenstehendem Schema (Fig. 34).

Eine Besonderheit bietet die Entwickelung des Lungenkreislaufes. Schon bei der Besprechung des Herzens wurde die Teilung des Arterienstammes in die Aorta und Arteria pulmonalis erwähnt. Diese Teilung setzt sich allmählich peripherwärts fort; wenn sie die Abgangsstelle der beiden letzten*) Schlundbogengefässe erreicht hat, greift die weitere Teilung nur auf das linksseitige Gefäss über, während das rechte verkümmert. Zwischen A. pulmonalis und Aorta bleibt dabei als verbindendes Gefäss der Ductus arteriosus Botalli bestehen.

Man beachte auch die auffallende Asymmetrie im Bereich des 4. Schlundbogengefässes. Das linke wird zum Arcus Aortae, das rechte ist bedeutend schwächer und wird zur rechten A. subclavia; ihr Anfangsstück, vor dem Abgang der A. Carotis comm. dextra, ist die A. anonyma.

Die linke A. subclavia ist dagegen ein Ast des Aortenbogens.

3. Die Venen.

Auch das Venensystem ist ursprünglich ganz symmetrisch gebaut. Von der Kopfgegend her sammeln das Blut die beiden Venae jugulares, von der hinteren Körperhälfte die beiden Venae cardinales. Jugular- und Cardinalvene verbindet sich jederseits zu dem kurzen, quer verlaufenden Ductus Cuvieri, welcher zusammen mit den Nabel- und Dottervenen in den Venensinus mündet, der ein Vorraum des rechten Atriums ist. Späterhin

*) Man zählt die Schlundbogengefässe vom Kopfende an.

geht dieser in die Wand des Vorhofs auf, und die Venen münden direkt in den Vorhof ein.

Ausser den beiden Cardinalvenen entsteht aber als abführendes Gefäss der unteren Körperhälfte bald eine unpaare Vene, die Vena cava inferior. Ihr unteres Ende setzt sich mit der rechten Cardinalvene in Verbindung. Die untere Hohlvene überflügelt die Cardinalvenen allmählich im Wachstum.

Die Vena azygos leitet sich vom oberen Teil der rechten Cardinalvene ab.

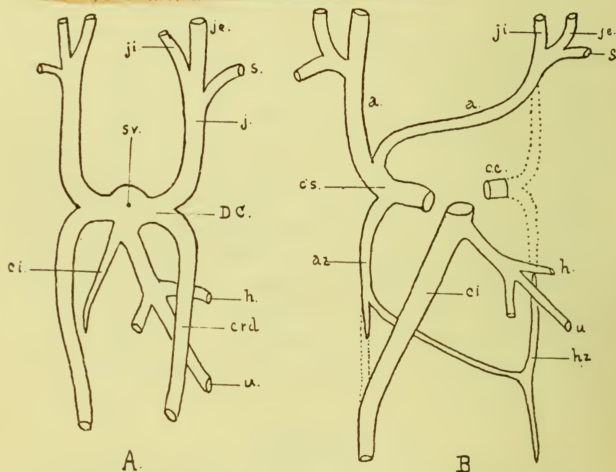


Fig. 35.
Schema des venösen Gefässsystems.
a V. anonyma. az V. azygos. cc V. coronaria cordis. ci V. cava inferior. crd V. cardinalis. cs V. cava superior. DC. Ductus Cuvieri. h V. hepatica. hz V. hemiazygos. j V. jugularis. je V. jug. externa, ji V. jug. interna. s V. subclavia. sv Sinus venosus. u V. umbilicalis.

Die linke Jugularvene verbindet sich eine Strecke weit vor ihrer Mündung in das Herz durch eine Anastomose mit der rechten, während gleichzeitig ihr unteres Stück, vom Abgang dieser Anastomose bis zum Herzen, obliteriert. So kommt es, dass die beiden Jugularvenen sich zu einem ge-

meinsamen Stamm vereinigen, der Vena cava superior, welche also nichts weiter ist als das centrale Ende der primitiven rechten Jugularvene.

Die Venae jugulares teilen sich eine Strecke weit vor ihrer Mündung in die Vena cava in die äussere und innere Jugularvene. In diese Teilungsstelle mündet auch die Vena subclavia. Das durch Zusammenfluss dieser drei Venen entstandene Gefäss ist die Vena anonyma.

4. Der embryonale Kreislauf.

a. Der Dotterkreislauf.

Schon auf einem sehr frühen Stadium (Tafel II, Fig. 3) erstrecken sich die Gefässe weit über den Embryonalbezirk hinaus in den Gefässhof, ja sie entstehen sogar in diesem früher als im Embryo selber und breiten sich allmählich um den ganzen Dottersack aus. Dadurch entsteht der Dotterkreislauf: die primitiven Aorten haben nämlich zwei starke Aeste, die Arteriae omphalo-mesentericae oder Dotterarterien, die sich in den Gefässhof hinein erstrecken und sich in zahlreiche feine Zweige auflösen. Diese sammeln sich wiederum zu Venen, welche in zwei grossen Stämmen, den Venae omphalo-mesentericae oder Dottervenen, in den venösen Teil des Herzens einmünden. Dieser Kreislauf dient dem Hühnchen erstens zur Atmung infolge der oberflächlichen Lagerung der feineren Dottergefässe, zweitens zur Resorption des Dotters.

b. Der Allantois- und Placentarkreislauf.

Mit der Ausbildung der Allantois entwickeln sich in ihrer Wand auch grosse Gefässe. Vom Ende der primitiven Aorten wachsen zwei starke arterielle Gefässe in ihre Wand hinein, die beiden Arteriae umbilicales (Nabelarterien). Sie verzweigen sich in der Wand der Allantois und ergiessen ihr

Blut in die ursprünglich ebenfalls paarigen Venae umbilicales (Nabelvenen), welche in die Cuvierschen Gänge münden. Bald aber verkümmert das Ende der rechten Nabelvene, und es bildet sich eine Anastomose zur linken, so dass späterhin nur eine Nabelvene, aber zwei Nabelarterien vorhanden sind.

Ferner verliert die Nabelvene ihren Zusammenhang mit dem Cuvierschen Gang und verbindet sich statt dessen mit der linken zuführenden Lebervene (der späteren Pfortader).

Der Allantoiskreislauf dient hauptsächlich zur Respiration und überflügelt den Dotterkreislauf in demselben Masse, wie der Dottersack (das Nabelbläschen) allmählich an Grösse abnimmt.

Beim Menschen kommt es nicht zu einem eigentlichen Allantoiskreislauf, da die kümmerlich entwickelte Allantois ihre Gefässe sogleich in den Dienst des Placentarkreislaufes stellt. Die beiden Nabelarterien führen das Blut, das den Körperkreislauf des Foetus durchströmt hat, in die Placenta, in dieser nimmt es durch Diffusion neuen Sauerstoff und neues Nährmaterial aus dem mütterlichen Blute auf und gelangt durch die Nabelvenen in den Embryonalkreislauf zurück.

Einer besonderen Besprechung bedarf noch der Leberkreislauf, der während des Foetallebens mannigfachen Aenderungen unterworfen ist.

Da sich die Leber von der Darmwand her entwickelt, so ist es verständlich, dass zu Anfang die am Darm verlaufenden Dottervenen ihr Blut in die Leber ergiessen. Einzelne Blutgefässzweige erstrecken sich von diesen Gefässen aus zwischen die Leberbälkchen und verbinden sich hier zu einem Netzwerk von Gefässen. Allmählich wird der Leberkreislauf ganz in den Verlauf der Dottervene einbezogen, so dass alles Blut, das von der Dottervene herkommt, erst den ganzen Leberkreislauf passieren muss, um in den übrigen Körper zu gelangen. Man spricht dann

auch von den zuführenden und abführenden Lebervenen.

Wenn die Leber stärker wächst, so genügt ihr das von der Dottervene zugeführte Blut nicht mehr. Dann entsteht von der Nabelvene her eine Anastomose mit der Dottervene an der unteren Fläche der Leber, und auf diese Weise gelangt ein Teil des von der Placenta herkommenden, in der Nabelvene strömenden Blutes ebenfalls in den Leberkreislauf hinein. Bald verkümmert dann der direkte Weg der Nabelvene ganz, und alles von der Placenta herkommende Blut muss den Leberkreislauf durchlaufen, um zum Herzen zu gelangen. Allmählich aber wird die auf diese Weise zugeführte Blutmenge der Leber zu viel, und es bildet sich dann, um die Leber zu entlasten, wieder eine direkte venöse Verbindung der zuführenden und abführenden Lebervenen aus, mit Umgehung des Leberkreislaufes: der Ductus venosus Arantii.

Der Leber wird also jetzt von zwei Seiten her Blut zugeführt: 1) von den Dottervenen, welche sich zur Pfortader vereinigen, hauptsächlich aber 2) von der Nabelvene. Nach der Geburt obliteriert die Nabelvene zu einem bindegewebigen Strang, dem Ligamentum teres hepatis; dann ist die Pfortader das einzige zuführende Gefäss.

Der Blutkreislauf bei einem älteren menschlichen Foetus verhält sich demnach folgendermassen:

Das in der Placenta arterialisierte Blut gelangt in die Nabelvene, von hier zum Teil direkt durch den Ductus venosus Arantii, zum Teil durch den Leberkreislauf hindurch in die Vena cava inferior. Von hier strömt es in den rechten Vorhof des Herzens.

Im rechten Vorhof treffen sich zwei Blutströme, der eben erwähnte von der unteren Hohlvene und der von der oberen Hohlvene, der das venöse Blut aus der Kopfgegend des Embryo sammelt. Beide Ströme kreuzen sich in ihrem Verlauf, gehen aber

zum grossen Teil unbehindert aneinander vorbei. Das bewirkt die eigentümliche Stellung der Valvula Eustachii. Das Blut aus der unteren Hohlvene geht nämlich aus dem rechten Vorhof durch das Foramen ovale in den linken Vorhof, von hier in die linke Kammer, dann in die Aorta.

Das Blut aus der oberen Hohlvene dagegen geht durch das rechte Atrioventricular-Ostium in die rechte Kammer.

Verfolgen wir das von der Nabelvene in die Aorta gelangte Blut weiter, so verteilt es sich im grossen und ganzen auf zwei Gefässgebiete: zum Teil gelangt es durch die Carotiden in die Kopfgegend, zum Teil durch die Aorta thoracica und abdominalis in die untere Hälfte des Embryo. Aus der Kopfgegend wird das Blut durch die obere Hohlvene, aus der Unterleibsgegend durch die untere Hohlvene zum Herzen zurückgeführt.

Das durch die obere Hohlvene in das rechte Atrium strömende Blut gelangt durch die rechte Atrioventricularöffnung in die rechte Kammer, von hier in das Anfangsstück der Lungenarterie. Dann strömt es zum grössten Teil durch den Ductus arteriosus Botalli wieder in die Aorta und vermischt sich mit dem arteriellen Blut der Aorta, welches diese auf die oben beschriebene Weise aus der Nabelvene erhalten hat. Ein Teil geht aber auch von der Lungenarterie in die Lungen und kehrt durch die Lungenvenen in den linken Vorhof zurück.

Das durch die untere Hohlvene zurückströmende Blut mischt sich mit dem frisch arterialisierten Blute aus dem Ductus venosus Arantii und aus dem Blute der Lebervene und gelangt zusammen mit diesem in das rechte Atrium.

Man sieht, dass das Blut des Foetus zum grössten Teil weder rein arteriell, noch rein venös, sondern gemischt ist.

Die Lungen erhalten von allen Organen das

schlechteste Blut; es hat schon die Kopfgegend des Embryo mit Sauerstoff versorgt, bevor es durch die obere Hohlvene, das rechte Atrium, die rechte Kammer, die Lungenarterie in die Lungen gelangt.

Mit dem ersten Atemzuge ändert sich der Kreislauf gewaltig. Durch die Inspiration wird das vom rechten Ventrikel in die Lungenarterie gelangte Blut ganz und gar in die Lunge hineingesogen und strömt daher nicht mehr durch den Ductus Botalli in die Aorta. Dieser muss deshalb sehr bald veröden. Er ist beim Erwachsenen nur noch ein bindegewebiger Strang.

Infolge der Unterbrechung des Placentarkreislaufes obliteriert auch die Nabelvene und wird zum Ligamentum teres hepatis; der Ductus venosus Arantii wird zu einem Bindegewebsstreifen, und die Pfortader nimmt bedeutend an Grösse zu, da sie allein jetzt die Leber mit Blut zu versorgen hat.

An Stelle der Nabelarterien finden sich später die Ligamenta vesicalia lateralia.

Anhang.

Die Sonderung der Leibeshöhle in die Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle.

Die Leibeshöhle ist ursprünglich einheitlich; ihre Sonderung in die Peritoneal-, Pericardial- und Pleurahöhle geschieht erst durch die Entwickelung des Zwerchfells, welche wiederum mit der Ausbildung der grossen Venenstämme zusammenhängt.

Das Herz erreicht schon frühzeitig eine bedeutende Grösse und buchtet den vorderen Abschnitt der Leibeshöhle stark vor. Unter dem Herzen bildet sich von der vorderen Wand der Leibeshöhle her eine Gewebsmasse, die eine Scheidewand zwischen der Bauch- und Herzbeutelhöhle herstellt, das Septum transversum. In ihm sind alle die grossen Venenstämme eingebettet, die in den Venensinus

münden. Es steht in Zusammenhang mit dem ventralen Mesenterium. Sein vorderer Abschnitt stellt einen grossen Teil des späteren Zwerchfells dar und heisst deshalb auch primäres Zwerchfell. Der hintere Teil des Septum transversum gehört zu der sog. Vorleber, jener bindegewebigen Masse, in welche von der ventralen Wand des Duodenum her die Leberschläuche hineinwachsen.

Die durch das Septum transversum hergestellte Scheidung ist noch unvollständig, weil die Pleurahöhlen durch sie weder gegen den Herzbeutel, noch gegen die Bauchhöhle eine Abgrenzung erhalten. Die Lungen und das Herz liegen noch in einer gemeinsamen Höhle; das Herz ventral, die noch kleinen Lungen dorsal. Mit ihrer Vergrösserung dehnen sich die Lungen allmählich mehr ventralwärts aus. Die Abgrenzung der Pleurahöhle gegen die Pericardialhöhle geschieht durch eine von hinten her beginnende Faltenbildung.

Dann fehlt den Pleurahöhlen noch die Abgrenzung gegen die Bauchhöhle. Das geschieht durch zwei von hinten her entspringende Leisten, welche mit dem Septum transversum verschmelzen und mit ihm zusammen das Zwerchfell darstellen.

Das Zwerchfell besteht also aus einer ventralen (Septum transversum) und einer dorsalen Anlage.

Mit der Ablösung der Leberanlage vom Septum transversum hängt die Bildung des Ligamentum coronarium hepatis zusammen.

XX. Die Entwickelung des Urogenitalapparates.

I. Der Wolffsche Gang.

Von den Urogenitalorganen tritt zuerst der Wolffsche Gang oder Urnierengang auf, und

zwar auf folgende Weise (Tafel II, Fig. 6): am parietalen Mittelblatt, da wo die Seitenplatte in die Muskelplatte übergeht (Mittelplatte), entsteht eine Zellwucherung, die dem äusseren Keimblatt entgegenwächst und dasselbe bald innig berührt. Einmal mit dem Ektoderm in Verbindung getreten, vergrössert sich der Zellstrang auf dessen Kosten nach hinten bis zum Enddarm und geht da in dessen Wand über. Dann erhält er in seiner ganzen Länge eine centrale Höhle, so dass er einen hohlen Kanal darstellt: das ist der Wolffsche Gang. Vorn bleibt er mit dem mittleren Keimblatt in Verbindung und mündet in die Leibeshöhle, hinten eröffnet er sich in den Enddarm, und zwar in den Teil des Enddarms, der bald darauf zur Allantois wird.

2. Die Vorniere

ist ein drüsiges Organ, dessen Ausführungsgang der Wolffsche Gang ist. Sie besteht aus einigen Paaren quer verlaufender Kanälchen, von denen jedes einerseits in die Leibeshöhle, andererseits in den Wolffschen Gang mündet.

Sie entsteht dadurch, dass, während sich der vorderste Teil des Wolffschen Ganges von seinem Mutterboden, dem mittleren Keimblatt, ablöst, ganz vorn einige verbindende Zellstränge bestehen bleiben. Sie werden zu hohlen Gängen und stellen in ihrer Gesamtheit die Vorniere dar. In der Nähe ihrer Mündungen in die Leibeshöhle entwickeln sich von der Aorta her glomerulusartige Gefässschlingen.

Diese liegen in der Wand der Leibeshöhle und secernieren daher den Harn nicht direkt in die Vornierenkanälchen, sondern erst in die Leibeshöhle hinein.

Bei den Fischen bleibt die Vorniere dauernd erhalten, bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren wird sie nur rudimentär angelegt.

3. Die Urniere (der Wolffsche Körper).

Die Urniere entwickelt sich ebenfalls an dem Wolffschen Gange. In der Wand der Leibeshöhle bilden sich hinter der Vorniere eine Reihe von hohlen

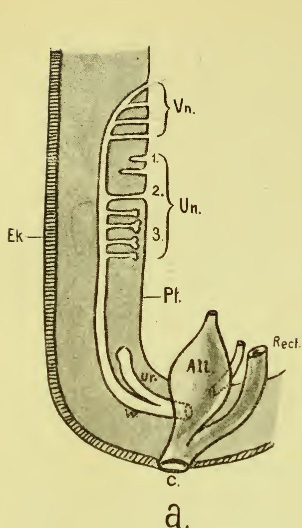


Fig. 36.

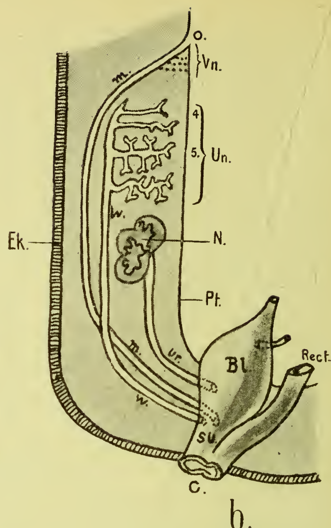


Fig. 37.

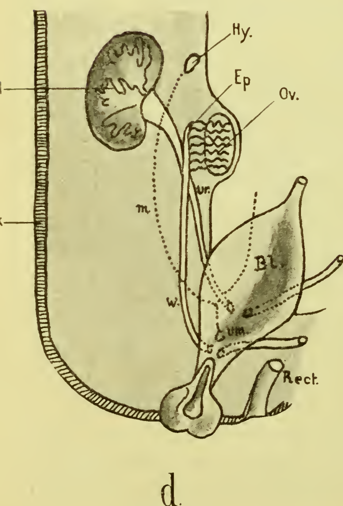


Fig. 38.

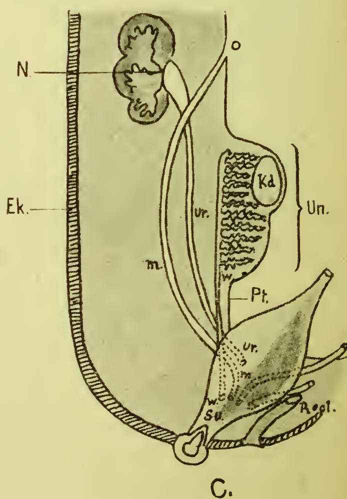
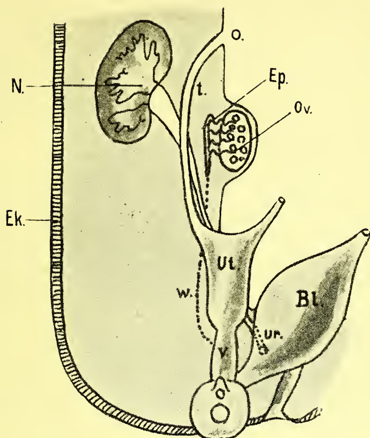


Fig. 39.



e.

Fig. 40.

Fig. 36, 37, 38, 39, 40.

Schema der Entwickelung des Urogenitalapparates.

Fig. 36, 37, 38 verschiedene Stadien des indifferenten Zustandes; Fig. 39 männliche, Fig. 40 weibliche Genitalien.

Die Figuren sind als einseitige Frontalschnitte gedacht.

All. Allantois
Bl. Blase
c. Cloake
Ek. Ektoderm
Ep. (Fig. 39) Epididymis.
Ep. (Fig. 40) Epoophoron.
Hy. Hydatide
Kd. Keimdrüse
m. Müllerscher Gang
N. Niere
o. Ostium abdominale tubae
Ov. (Fig. 40) Ovarium
Ov. (Fig. 39) Hoden
Pt. Peritoneum
Rect. Rectum
su. Sinus urogenitalis
t. Tube
um. Uterus masculinus
Un. Urniere
1, 2, 3, 4, 5 verschiedene Entwicklungsstadien der Urnierenkanälchen
ur. Ureter
Ut. Uterus
v. Vagina
Vn. Vorniere
w. Wolffscher Gang.

Einstülpungen hintereinander (Fig. 36, 1), welche dem Wolffschen Gang entgegenwachsen und schliesslich in ihn münden (2). Darauf obliteriert die Mündung dieser Kanälchen in die Leibeshöhle, es weitet sich das blinde Ende zu einem Bläschen aus (3), und

dicht neben jedem Bläschen entsteht ein Gefässknäuel, welcher die Wand desselben einstülpt und so ein Malpighi'sches Körperchen bildet, wie es von der Histologie der Niere her bekannt ist (Fig. 37, 4). Man unterscheidet an demselben 1) den Gefässknäuel, glomerulus, 2) die Bowmann'sche Kaspel, eine doppelte Lage von Epithelzellen.

In der weiteren Entwickelung nehmen die ursprünglich gestreckt verlaufenden Urnierenkanälchen einen gewundenen Verlauf an und erhalten seitliche Sprossen (Fig. 37, 5), so dass die Urniere eine grosse, complicierte Drüse darstellt. Sie erhält sich als bleibendes Excretionsorgan bei den Amphibien und Fischen. Bei den Säugetieren geht sie bedeutende Umwandlungen ein; so geht z. B. vor allem aus einem Teil von ihr der Nebenhoden hervor.

4. Die bleibende Niere.

Von den bleibenden Secretionsorganen entsteht zuerst der Ureter. Er ist eine Ausstülpung des Wolffschen Ganges an seinem hinteren Abschnitt (Fig. 36). Der Ureter wächst in die Länge und endet mit einer Erweiterung, die zum Nierenbecken wird. Von ihm aus entstehen die geraden Harnkanälchen (die Marksubstanz der Niere) als einfache Ausstülpungen.

Die gewundenen Kanälchen und die Bowmann'schen Kapseln sind entwicklungsgeschichtlich höchstwahrscheinlich nicht einfach als die Fortsetzung der geraden zu betrachten, sondern sie gehen aus einer besonderen Anlage hervor und treten erst nachträglich in Verbindung mit den geraden Kanälchen. Diese Anlage ist der hintere Abschnitt der Mittelplatte, die wir schon bei der Entwickelung des Wolffschen Ganges kennen gelernt haben. Sie ist in starker Wucherung begriffen und in sie hinein wächst das blinde Ende des Ureters.

Während sich die Nierenanlage vergrössert, verschiebt sie sich nach vorn und kommt schliesslich vor die Urniere zu liegen. Uebrigens ist die

Entwickelungsgeschichte der Niere in vielen Punkten noch nicht mit Sicherheit erkannt.

Die embryonale Niere zeigt, nach dem Typus einer Drüse, einen lappigen Bau; die einzelnen Lappen nennt man Renculi. Sie geben sich noch beim Erwachsenen in Form der Pyramiden kund: jede Pyramide entspricht einem Renculus. Jeder Renculus besteht aus Marksubstanz und einer diese allseitig umgebenden Schicht von Rindensubstanz. Die bei der Verwachsung der Renculi mit einander verschmelzenden Teile der Rindensubstanz bilden die Markstrahlen der Niere.

5. Der Müllersche Gang.

Dies ist ein Kanal, der im grossen und ganzen parallel mit dem Wolffschen Gange verläuft. Er entsteht auch bei niederen Tieren einfach dadurch, dass sich der Wolffsche Gang der ganzen Länge nach in zwei Gänge spaltet. Die Mündungsstelle in die Leibeshöhle allein teilt sich nicht und fällt ganz dem Müllerschen Gange zu.

Bei höheren Wirbeltieren dagegen entsteht er anders und zu einer Zeit, wo die Urniere schon ein ansehnliches Organ ist und als eine Leiste in die Leibeshöhle vorspringt. Die Nischen, die das Peritoneum zu beiden Seiten dieser Leiste bildet, haben eine besondere Bedeutung; in ihnen sind die Epithelzellen des Peritoneum hoch cylindrisch — abweichend von ihrem sonst sehr flachen Typus. Die Cylinderepithelzellen der medialen Nische werden wir noch als das Keimepithel kennen lernen, die laterale Nische bildet den Boden für den Müllerschen Gang. Hier wuchern nämlich die Epithelzellen in die Tiefe und bilden einen von vorn nach hinten laufenden Zellstrang, der sich bis auf sein vorderstes Ende von seinem Mutterboden, dem Peritoneum, ablöst. Dieser Strang erhält dann noch eine centrale Höhle und stellt dann den Anfang des

Müllerschen Ganges dar. Sein vorderes Ende mündet in die Bauchhöhle, sein hinteres Ende legt sich ganz dicht an den nahe liegenden Wolffschen Gang an und wächst nach hinten weiter, diesen immer als Leitlinie benutzend. Ganz hinten mündet er schliesslich dicht neben dem Wolffschen Gang, medial von ihm, in den Sinus urogenitalis, d. i. der Teil der Allantois, der unmittelbar in den Enddarm übergeht.

6. Das Ovarium.

Wir haben soeben in dem Epithelüberzug der medialen Urnierennische das Keimepithel kennen gelernt. Dies bildet die Ursprungsstätte für die Keimdrüse, je nach dem Geschlecht für den Eierstock oder den Hoden.

Der Eierstock entwickelt sich folgendermassen. Von den hohen Zellen des Keimepithels machen sich frühzeitig einige durch ihre besondere Grösse bemerkbar; sie sind die Zellen, aus denen sich die Eier entwickeln und heissen deswegen die Ureier. Das Keimepithel wuchert nun in einzelnen Strängen, den sog. Pflügerschen Schläuchen, in das benachbarte Bindegewebe hinein, und dieses wuchert seinerseits den Pflügerschen Schläuchen entgegen und teilt dieselben in einzelne Zellhäufchen derart, dass in ein jedes derselben ein Urei zu liegen kommt. Diese Häufchen sind die späteren Graafschen Follikel.

Die Gesamtheit der Follikel mit dem sie trennenden Bindegewebe bildet aber nur die Rindensubstanz des Eierstocks. Die Marksubstanz bildet sich aus den sog. Geschlechtssträngen der Urniere, das sind Epithelstränge, welche aus den benachbarten Teilen der Urniere (den Malpighischen Körperchen) den sich bildenden Graafschen Follikeln entgegenwachsen und sich zu einem Stroma umwandeln, welches die Marksubstanz des Eierstockes bildet.

7. Der Hoden.

Die Matrix für den Hoden bildet ebenfalls das Keimepithel; es bilden sich, ähnlich den Follikeln des Eierstocks, Zellgruppen, in denen jedoch nicht eine Zelle besonders hervorragt, sondern alle gleichwertig sind. Die Zellstränge erhalten ein Lumen und werden dadurch zu den Samenkanälchen. Auch dem Hoden wuchern Geschlechtsstränge von der Urniere entgegen, erlangen aber eine ganz andere Bedeutung als beim Eierstock. Sie bilden nämlich hohle Kanälchen, welche sich secundär mit den Hodenkanälchen in Verbindung setzen. Dadurch wird der Wolffsche Gang, der bis dahin der Ausführungsgang der Urniere war, nun auch zum Ausführungsgang des Hodens, zum Vas deferens.

In vielen Einzelheiten ist die Entwickelung des Hodens noch nicht sicher erkannt.

8. Die aus der Allantois hervorgehenden Organe.

Wir haben die Allantois schon als eine Ausstülpung der vorderen Rectalwand kennen gelernt. Man unterscheidet an ihr einen intraembryonalen und extraembryonalen Abschnitt. Der erstere reicht von der Ursprungsstelle am Rectum bis zum Nabel, der letztere ragt aus dem embryonalen Körper durch den Nabel hervor und bildet bei den meisten Säugetieren einen grossen Sack, welcher den foetalen Harn aufnimmt, beim Menschen nur einen rudimentären Strang in der Nabelschnur.

Der intraembryonale Abschnitt der Allantois liefert nun folgende Organe:

1) der unmittelbar in den Enddarm übergehende Teil bildet den Sinus urogenitalis, in welchen der Wolffsche und Müllersche Gang einmündet.

2) Der folgende Abschnitt weitet sich stark aus und wird zur Harnblase.

3) Der Scheitel der Harnblase ist nach dem Nabel zu ausgezogen und bildet den Urachus. Am

Nabel geht dieser in die extraembryonale Allantois über. Später obliteriert der Urachus und wird zum Ligamentum vesico-umbilicale medium.

9. Die Nebenniere.

Die erste Entwicklung der Nebenniere ist durchaus noch nicht mit Sicherheit klar gelegt. Man hat für die Bildung der Marksubstanz den Grenzstrang des Sympathicus, für die Bildung der Rindensubstanz die Geschlechtsstränge der Urniere verantwortlich gemacht.

Eine Zeitlang überragt die Nebenniere durch colossales Wachstum die Niere so stark, dass sie sie völlig verdeckt. Später bleibt sie in ihrem Wachstum zurück und bildet eine der Niere aufsitzende Kappe.

10. Topographie.

Vergegenwärtigen wir uns jetzt die Lage der Urogenitalorgane auf einem Stadium, wo das Geschlecht des Embryo noch nicht zu erkennen ist. Bei der Eröffnung der Bauchhöhle des Embryo sieht man die sehr grosse Nebenniere, welche die Niere wie eine Kappe verdeckt. Hebt man sie ab und zieht man die Harnblase bei Seite, so sieht man

1) ganz vorn die Nieren, welche jetzt schon an ihrer Form kenntlich sind.

2) Etwas unter ihr die Urnieren, welche zwei langgestreckte, schmale Körper bilden.

3) Medianwärts von diesen jederseits die Keimdrüse.

Ferner bemerken wir folgende Gänge:

1) Die Wolff'schen Gänge (Urnierengänge), welche aus der Urniere herkommen und deren caudales Ende in den Sinus urogenitalis mündet.

2) Die Müller'schen Gänge. Ihr vorderes Ende mündet frei in die Bauchhöhle, ihr hinteres mündet ganz dicht an der Medianebene, dicht neben demjenigen der anderen Seite, in den sinus urogenitalis.

3) Den Ureter, welcher von der Niere herkommt und in die Harnblase mündet. Seine Mündung ist also höher als die des Müller'schen und des Wolff'schen Ganges gelegen.*)

Die Organe werden durch folgende Bänder an der Bauchwand fixiert:

1) Die Urniere wird ihrer ganzen Länge nach an der hinteren Bauchwand durch eine Duplikatur des Bauchfells befestigt, das Gekröse der Urniere.

Es ist dadurch entstanden, dass die Urniere, welche zuerst nur als Leiste in die Bauchhöhle vorsprang, bei ihrem weiteren Wachsen das Bauchfell mitvorstülpte und eine intraperitoneale Lage einnahm.

2) Kopfwärts geht dieses Gekröse in einen Strang über, welcher die Urniere am Zwerchfell befestigt, das Zwerchfellband der Urniere.

3) Es zieht sich eine Bauchfellfalte von dem caudalen Ende der Urniere nach der Leistengegend hin. In dieser Falte liegt ein starkes Band, das Leistenband der Urniere, welches späterhin beim Descensus ovariorum bezw. testiculorum von grosser Bedeutung wird.

4) Die Geschlechtsdrüse ist ebenfalls jederseits durch ein Gekröse an der hinteren Bauchwand befestigt.

Der Müller'sche Gang liegt mit seinem vorderen Teil in der Bauchfellfalte medianwärts von der Keimdrüse.

Im hinteren Abschnitt, bis zu ihrer Mündung in den Sinus urogenitalis, bilden die Wolff'schen und Müller'schen Gänge einen durch Bindegewebe zusammengehaltenen Strang, der hinter der Harnblase liegt, den Genitalstrang.

---

*) Ursprünglich mündete der Wolff'sche Gang natürlich ganz dicht neben dem Ureter, später aber wächst der zwischen ihnen gelegene Teil der Allantois so stark, dass ihre Mündungen weit von einander zu liegen kommen.

Wie entwickelt sich nun aus diesem indifferenten Zustand der geschlechtliche?

1) Dadurch, dass die Keimdrüse sich entweder zum Hoden oder zum Eierstock ausbildet.

2) Die sonstigen Differenzierungen lassen sich in groben Zügen dahin zusammenfassen, dass

beim Manne der Wolff'sche Gang eine besondere Ausbildung erhält, während der Müller'sche Gang sich zurückbildet;

beim Weibe der Müller'sche Gang eine besondere Ausbildung erhält, während der Wolff'sche Gang sich zurückbildet.

II. Die Entwickelung der männlichen Geschlechtsorgane.

Die Keimdrüsen werden zum Hoden.

An den Urnieren unterscheiden wir einen vorderen (kopfwärts gelegenen) und einen hinteren (caudalen) Abschnitt.

Der vordere Abschnitt liefert die Geschlechtsstränge für den Hoden und bildet sich zum Kopf des Nebenhodens (der Epididymis) um. Dieser besteht aus mehreren queren (anfangs gerade, später geschlängelt verlaufenden) Kanälchen, welche die Hodenkanälchen mit dem Wolff'schen Gange verbinden. Dadurch wird der Wolff'sche Gang zum Vas deferens des Hodens.

Sein Anfangsteil bildet den Schwanz des Nebenhodens.

Der hintere Abschnitt der Urniere bildet sich stark zurück und liefert

1) die Vasa aberrantia epididymidis,

2) das Giraldès'sche Organ oder die Paradidymis, welche dem vas deferens als ein unscheinbares Gebilde anliegt.

Der Müller'sche Gang wird beim Manne stark zurückgebildet. Aus seinem vorderen Ende wird die Hydatide des Nebenhodens; sein mittlerer Abschnitt geht völlig

verloren; die Mündung in den Sinus urogenitalis bleibt als Uterus masculinus oder Sinus prostaticus der Harnröhre erhalten.

Von den männlichen Geschlechtsorganen sind noch nicht erwähnt die Samenblasen und die Prostata.

Die Samenblasen sind einfache Ausstülpungen der hinteren Wand des Vas deferens. Dieses wird von der Mündung des Ausführungsganges der Samenblasen an als Ductus ejaculatorius bezeichnet.

Die Prostata besteht aus glatter Muskulatur und Drüsen. Erstere stammen vom Mesenchym, letztere sind Ausstülpungen der Urethralschleimhaut.

Die so gebildeten männlichen Geschlechtsorgane machen eine wichtige Lageveränderung durch, welche ungefähr zur Zeit der Geburt beendet ist, den Descensus testiculorum.

Die Hoden liegen ursprünglich an der hinteren Bauchwand, lateral von ihnen die Urnieren, deren caudales Ende durch das Leistenband der Urniere mit der Leistengegend verbunden war. Da nun die Urniere mit dem Hoden verschmilzt, so übt das Leistenband — das Gubernaculum Hunteri — beim weiteren Wachstum des Embryo dadurch, dass es selber in seinem Wachstum zurückbleibt, einen Zug auf den Hoden aus, so dass dieser allmählich in die Leistengegend gelangt. Dann bildet sich nach Art eines Bruchsackes eine Ausstülpung des Peritoneum, der Processus vaginalis, welcher in eine Hautfalte in der Gegend der äusseren Genitalien, den späteren Hodensack, hineinwächst. In diesen wandert der Hoden herab, das vas deferens nach sich ziehend.

Denjenigen Teil des processus vaginalis, welcher die Bauchwand durchbricht, nennt man den Leistenkanal; die Stelle, an der er sich am Peritoneum vorstülpt, den inneren Leistenring, die Austrittsstelle aus der vorderen Bauchgegend den äusseren Leistenring. In seinen übrigen Teilen obliteriert der processus vaginalis.

An der Hand der Entwickelungsgeschichte kann

man sich leicht die verschiedenen Häute des Hodens klar machen:

Dem Hoden von Ursprung an zugehörig ist die innerste Haut, die derbe Albuginea; der peritoneale Ueberzug des Hodens ist das viscerale Blatt der tunica vaginalis propria; der vorgestülpte Teil des Bauchfells ist das parietale Blatt der tunica vaginalis propria; der vorgestülpte Teil der fascia transversa der Bauchwand bildet die tunica vaginalis communis. Ihr mischen sich einige Muskelzüge vom musculus abdominis internus bei und bilden den M. cremaster.

Diese Haut ist von der äusseren Haut des Hodensacks noch durch eine Bindegewebsschicht, die Coopersche Fascie, getrennt.

12. Die Entwickelung der weiblichen Genitalien.

Die Keimdrüse wird zum Eierstock. Daneben erfährt der Müllersche Gang die wichtigste Umwandlung. Er liegt mit seinem oberen Abschnitte medianwärts vom Eierstock, in derselben Falte des Bauchfells wie dieser, dem späteren Ligamentum latum.

Dieser vordere Abschnitt des Müllerschen Ganges wird zur Tube (Eileiter), seine Mündung in die Bauchhöhle ist das Ostium abdominale tubae.

Der untere Abschnitt des Müllerschen Ganges liegt, ganz dicht neben dem der anderen Seite, im Genitalstrang. Die Annäherung beider wird immer grösser, und schliesslich verschmelzen sie zu einem unpaaren Organ, welches sich in einen oberen und einen unteren Abschnitt gliedert. Ersterer stellt den Uterus, letzterer die Vagina dar.

An der Urniere unterscheidet man, wie beim Manne, einen oberen und einen unteren Abschnitt. Der obere oder Geschlechtsteil der Urniere liefert das Epoophoron (Parovarium), ein Organ, welches in Bezug auf seine Lage zur Keimdrüse, wie auf seinen feineren Bau genau der

Epididymis des Mannes entspricht, nur dass es keine Function ausübt und deshalb rudimentär entwickelt ist.

Aus dem unteren Abschnitt des Wolff'schen Körpers entsteht das Paroophoron (entsprechend der Paradidymis), welches ebenfalls im Ligamentum latum neben dem Epoophoron gelegen ist.

Der Wolff'sche Gang bildet sich fast ganz zurück; mitunter findet man den Rest seines untersten Abschnittes neben der Cervix uteri liegen.

Aus dem Leistenband der Urniere wird das Ligamentum rotundum uteri.

Auch beim Weibe findet ein Descensus ovariorum statt. Der Eierstock steigt aus der Lendengegend in das kleine Becken herab, ohne jedoch (normaler Weise) in die Leistengegend zu gelangen.

Die zahlreichen Missbildungen am weiblichen Genitalapparat lassen sich an der Hand der Entwickelungsgeschichte zum grössten Teil erklären. So entsteht z. B. der Uterus bicornis dadurch, dass die beiden Müllerschen Gänge nicht mit einander verschmelzen, wie es bei vielen Säugetieren normaler Weise der Fall ist.

13. Die Entwickelung der äusseren Geschlechtsteile.

Ursprünglich mündet das Rectum gemeinschaftlich mit der Allantois (dem sinus urogenitalis) nach aussen. Die Oeffnung, welche durch Einreissen der benachbarten verdünnten Haut entstanden ist, heisst die Kloake. Sie erhält sich dauernd bei den meisten niederen Tieren.

Die Sonderung der gemeinschaftlichen Mündung in zwei geschieht dadurch, dass von dem Knie, welches Rectum und Allantois bilden (Fig. 37), eine Scheidewand in das Lumen wächst und die Communication der beiden Organe unterbricht. Dadurch wird auch die gemeinsame Oeffnung in zwei zerlegt. Die trennende Scheidewand wächst zum Damm aus.

Die äusseren Geschlechtsteile bilden sich um

die Mündung des sinus urogenitalis herum, und zwar aus folgenden Anlagen (s. auf Fig. 38—40):

1) dem Geschlechtswulst, das ist ein die Mündung des sinus urogenitalis ringartig umgebender Hautwulst;

2) dem Geschlechtshöcker, das ist eine vorspringende Stelle der Haut am vorderen Teil des Geschlechtswulstes;

3) der Geschlechtsrinne, das ist eine rinnenartige Fortsetzung des sinus urogenitalis auf die hintere (untere) Fläche des Geschlechtshöckers;

4) den Geschlechtsfalten, welche die freien Ränder der eben beschriebenen Rinne begrenzen.

Aus diesen Anlagen bilden sich die weiblichen äusseren Genitalien folgendermassen: der Geschlechtswulst wird zu den grossen Labien; der Geschlechtshöcker zur Clitoris; die Geschlechtsrinne zum Vestibulum vaginae; die Geschlechtsfalten zu den kleinen Labien.

Beim männlichen Geschlecht erleiden die vier Anlagen grössere Veränderungen. Der Geschlechtswulst wird sehr gross und bildet den Hodensack, in den sich der Hoden von der Bauchhöhle her einsenkt; der Geschlechtshöcker wächst stark in die Länge und wird zum Penis; mit dem Geschlechtshöcker wächst auch die an seiner Unterfläche gelegene Rinne in die Länge, und später verwachsen die freien Ränder derselben, die Geschlechtsfalten, mit einander und schliessen die Rinne zu einem an der Unterfläche des Penis verlaufenden Kanal, der Urethra.

XXI. Die Entwickelung des Nervensystems.

A. Das Centralnervensystem.

Die erste Anlage des Centralnervensystems haben wir schon in dem Medullarrohr kennen

gelernt. An der Rückenfläche des Embryo wachsen sehr frühzeitig die sonst flachen Zellen des Ektoderms zu hohen, cylindrischen Zellen aus. Dadurch wird das Ektoderm in das Hornblatt und die Medullarplatte geteilt.

Diese wuchert in die Tiefe und bildet die Medullarrinne, begrenzt von den Medullarwülsten. Die Rinne vertieft sich, ihre freien Ränder wachsen in der Medianebene einander entgegen und schliessen sie zum Medullarrohr oder Nervenrohr. (Tfl. II, Fig. 4. 5, 6.) Das ist die gemeinsame Anlage für das Rückenmark und das Gehirn. Ventral von ihm liegt die Chorda dorsalis, welche sich jedoch nach vorn nicht ganz so weit erstreckt wie das Nervenrohr. Nach hinten zu steht in der ersten Zeit das Nervenrohr durch den Canalis neurentericus mit dem Darmkanal in offener Communication, welche sich jedoch bald verschliesst.

1. Die Entwickelung des Rückenmarks.

Anfangs ist der Hohlraum des Medullarrohres im Verhältnis zu seiner Wandung sehr gross; beim ausgebildeten Rückenmark ist er dagegen bedeutend verengt und bildet den Centralkanal, während die Wand sich stark verdickt und die Nervensubstanz des Rückenmarks liefert.

In der ersten Zeit besteht das Nervenrohr nur aus Zellen, später wachsen von diesen die Nervenfasern aus, deren Geflecht die äussere, weisse Substanz des Rückenmarkes bildet, während die Zellen sich zu Ganglienzellen ausbilden und sich auf die innere, graue Substanz beschränken. Die Unterschiede zwischen grauer und weisser Substanz werden dem unbewaffneten Auge aber erst sichtbar, wenn die Nervenfasern sich mit der Markscheide umgeben; sie verleiht ihnen das weisse Aussehen. Die einzelnen Faserbahnen des Rückenmarkes erhalten ihr Mark zu verschiedenen

Zeiten, zuerst die sensiblen Bahnen, dann die motorischen.

Bei der Entwickelung des Rückenmarks wachsen fast nur die lateralen Wände desselben, während die dorsale und ventrale Wand ganz dünn bleiben. Die Seitenwände wachsen aber nicht nur in die Breite, sondern auch nach dorsal und ventral. Dadurch entsteht eine vordere und eine hintere Furche am Rückenmark, die Fissura longitudinalis anterior und posterior. Die ursprünglich dorsale und ventrale Wand des Rückenmarks kommt so in die Tiefe dieser Furchen zu liegen. Durch dieses Wachstum kommt auch die Schmetterlingsfigur der grauen Substanz zu Stande.

Das untere Ende des Medullarrohres bildet keine Nervensubstanz, sondern bleibt ein rudimentärer, hohler Zellenstrang, dessen Lumen sich gegen den Centralkanal durch eine konisch verjüngte Stelle absetzt. Das ist das Filum terminale, welches späterhin noch an Länge zunimmt.

Mit dem kolossalen Wachstum des Embryo hält nämlich das Rückenmark nicht Stand, so dass es für den Wirbelkanal gewissermassen zu kurz wird. Daher kommt es, dass beim erwachsenen Menschen das untere Ende des eigentlichen Rückenmarkes schon am unteren Rande des ersten Lendenwirbels gelegen ist und sich dort in das lang ausgezogene Filum terminale fortsetzt. Daher kommt es ferner, dass die Nerven, welche vom Rückenmark durch die Foramina intervertebralia gehen, eine Veränderung ihrer Verlaufsrichtung erfahren. Ursprünglich verlaufen sie alle quer, und im oberen Halsteil bleibt dies auch dauernd; die unteren Nervenwurzeln dagegen müssen allmählich einen schrägen Verlauf annehmen, um so schräger, je weiter caudalwärts sie entspringen. In der Sacralwirbelsänle, wo gar keine Rückenmarksubstanz mehr vorhanden ist, bilden die aus dem

Lendenmark kommenden Nervenstränge die Cauda equina.

2. Die Entwickelung des Gehirns.

Der vordere Abschnitt des Medullarrohrs geht viel bedeutendere Umwandlungen ein und wird zum Gehirn. Die erste Umwandlung ist die Bildung der drei primären Hirnblasen. Das vorderste Ende des Nervenrohrs weitet sich an drei hinter einander gelegenen Stellen aus, welche durch leichte Einschnürung von einander abgesetzt sind. Man bezeichnet sie von vorn nach hinten als primäres Vorderhirnbläschen, primäres Mittelhirnbläschen und primäres Hinterhirnbläschen.

Sehr bald zerlegt sich das Hinterhirnbläschen durch eine seichte Furche in das mehr nach vorn gelegene Kleinhirnbläschen und das nach hinten gelegene Nachhirnbläschen. (Tfl. II, Fig. 3.) Dann wachsen aus dem Vorderhirnbläschen seitlich die Augenblasen und nach vorn das Grosshirnbläschen hervor. Den Rest des primären Vorderhirnbläschens nennt man das Zwischenhirnbläschen.

Die Gehirnanlage besteht also jetzt (abgesehen von den Augenblasen) aus fünf hinter einander gelegenen Erweiterungen:

1. dem Grosshirnbläschen,
2. dem Zwischenhirnbläschen,
3. dem Mittelhirnbläschen,
4. dem Kleinhirnbläschen,
5. dem Nachhirnbläschen.

Der Uebersicht halber sei hier gleich mitgeteilt, welche Teile im wesentlichen aus den einzelnen Anlagen hervorgehen.

Das Grosshirnbläschen liefert die beiden Grosshirnhemisphären, sein Hohlraum bildet die beiden Seitenventrikel.

Das Zwischenhirnbläschen liefert die Wand des dritten Ventrikels (Thalamus opticus, Tela chorioidea superior, Infundibulum). Von ihm gehen ferner die Augenblasen aus, deren Stiel zum Sehnerven wird.

Das Mittelhirnbläschen liefert die Wand des Aquaeductus Sylvii (Vierhügel, Pedunculi).

Das Kleinhirnbläschen liefert das Kleinhirn und die Varolsbrücke. Sein Hohlraum wird zum vorderen Abschnitt des vierten Ventrikels.

Das Nachhirnbläschen liefert die Medulla oblongata und die Tela chorioidea inferior. Sein Hohlraum wird zum hinteren Abschnitt des vierten Ventrikels.

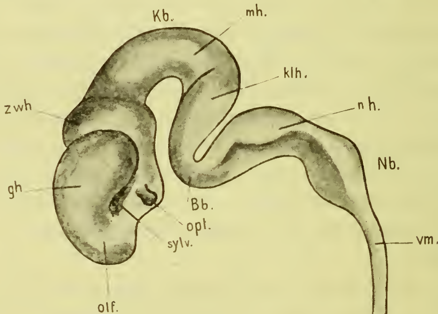


Fig. 41.

Gehirn eines Kaninchenembryo (nach Mihalcovics).

Kb. Kopfbeuge
Bb. Brückenbeuge
Nb. Nackenbeuge
olf. Lobus olfactorius.
gh. Grosshirnhemisphaere
sylv. Fossa Sylvii
opt. Nervus opticus
zwh. Zwischenhirn
mh. Mittelhirn
klh. Kleinhirn
nh. Nachhirn
vm. Rückenmark

Das Nachhirn setzt sich nach hinten unmittelbar in das Rückenmark fort, der vierte Ventrikel in den Centralkanal.

Nur auf dem allerfrühesten Stadium liegen die einzelnen Gehirnblasen genau hinter einander; sehr bald verändern sie ihre Lage zu einander, indem sie folgende Biegungen gegen einander erleiden:

1. Das gesamte Vorderhirn (Grosshirn + Zwischenhirn) biegt sich gegen das Mittelhirn ventralwärts um. Man nennt diese Biegung die Kopfbeuge. Ihre Convexität ist dorsalwärts gerichtet und erzeugt äusserlich am Embryo den Scheitelhöcker.

2. Das Kleinhirnbläschen biegt sich gegen das Nachhirnbläschen ab. Die Convexität dieser Krümmung liegt ventralwärts. Der ventrale Vorsprung ist diejenige Stelle des Kleinhirnbläschens, welche zur Brücke wird. Deshalb heisst diese Biegung die Brückenbeuge.

3. Das Nachhirn bildet mit dem Rückenmark eine leichte Krümmung, deren Convexität wieder dorsalwärts gerichtet ist. Das ist die Nackenbeuge.

Die Ausbildung der einzelnen Hirnteile geschieht durch ungleichmässiges Wachstum der Anlagen. Wir unterscheiden der Uebersicht halber an jedem Hirnbläschen den Boden, die Decke und die Seitenteile.

Das Nachhirnbläschen.

Der Boden und die Seitenteile des Nachhirnbläschens zeigen ein starkes Wachstum und bilden die Medulla oblongata, an der sich verschiedene Nervenstränge und Kerne (Anhäufungen von Ganglienzellen) ausbilden. Die Nervenstränge sind die fortgesetzten Stränge des Rückenmarks.

Ventral bildet sich, wie beim Rückenmark, die Fissura longitudinalis anterior aus, zu deren beiden Seiten die Pyramiden, welche die Fortsetzung der Pyramidenvorder- und seitenstrangbahn des Rückenmarks sind. Von ihnen lateral bilden sich die Oliven. Den Rest bildet das Corpus restiforme, an welchem sich die Seitenstränge, als Fortsetzung eines Teils der gleichnamigen Rückenmarksstränge ferner die beiden Hinterstränge (der Goll'sche

[medial] und Burdach'sche [lateral]) unterscheiden lassen.

Die Decke des Nachhirnbläschens bleibt ganz dünn und verwächst mit der darüber liegenden Pia mater zu einer Haut, welche durch Gefässschlingen teilweise in den vierten Ventrikel eingestülpt wird; sie heisst die Tela choreoidea inferior. Die Grenze zwischen den dicken Seitenteilen und der tela choreoidea bilden weisse Markstreifen, Taeniae.

Das Kleinhirnbläschen.

Das Kleinhirnbläschen verdickt sich in allen seinen Teilen.

Der Boden wird zur Brücke (Pons Varoli), an welcher sich eine starke Querfaserung ausbildet.

Die Decke verdickt sich zu einem queren Wulst, welcher die Anlage des Kleinhirns ist.

Die weitere Ausbildung desselben geschieht dadurch, dass die seitlichen Teile des Kleinhirnwulstes den medialen Abschnitt durch schnelleres Wachstum überwuchern. So differenziert sich der unpaare, klein gebliebene Teil als Wurm von den ihn überwachsenden Kleinhirnhemisphären. Beim weiteren Wachstum legt sich die Oberfläche des Kleinhirns in Falten, welche aber nicht, wie die des Grosshirns, „mäandrisch" sind, an denen vielmehr characteristisch ist, dass ihre Ränder sich dicht auf einander legen und dass von ihnen secundäre und tertiäre Falten ausgehen, so dass auf dem Querschnitt das Bild des Arbor vitae entsteht. Ausserdem verlaufen die primären Furchen des Kleinhirns den benachbarten annähernd parallel, im Gegensatz zu den Grosshirnfurchen.

Die Wurzel des Kleinhirns geht nach hinten in eine dünne markhaltige Platte über, das Velum medullare posticum, welches es mit der Tela chorioidea inferior in Verbindung setzt.

Ebenso geht sie nach vorn durch das Velum medullare anticum in die Tela chorioidea superior über.

Die Seitenteile des Kleinhirnbläschens bilden jederseits einen Strang, welcher die Brücke mit dem Kleinhirn verbindet, die Pedunculi cerebelli ad pontem.

Das Mittelhirnbläschen.

Das Mittelhirnbläschen liefert die Wandung des Aequaeductus Sylvii und bildet beim Menschen einen verhältnismässig kleinen Abschnitt des Gehirns.

Die Decke verdickt sich in der Weise ungleichmässig, dass sie zur Vierhügelplatte wird.

Der Boden und die Seitenteile verdicken sich zu den Pedunculi cerebri, zwei schräg verlaufenden, nach hinten (der Brücke) zu convergierenden Wülsten, in welchen man alle Faserbahnen wiederfindet, die in der inneren Linsenkapsel des Grosshirns laufen und welche somit eine Verbindung zwischen der inneren Linsenkapsel und der Brücke herstellt.

Zwischen den beiden Pedunculi bleibt die Basis des Mittelhirns dünner und bildet die Substantia perforata posterior.

Das Zwischenhirnbläschen.

Die Seitenteile des Zwischenhirnbläschens bilden zwei grosse Lager von grauer Substanz, welche nur an der lateralen Fläche von einer dünnen Schicht weisser Substanz überzogen sind, die Thalami optici.

Die Decke des Zwischenhirnbläschens bleibt ganz dünn, wie die des Nachhirnbläschens, legt sich, wie diese, dicht an die Pia mater an und bildet mit ihr die Tela choreoidea superior, welche durch Blutgefässschlingen in den dritten Ventrikel teilweise vorgestülpt wird. (Plexus chorioideus superior).

Der Boden des Zwischenhirnbläschens bleibt ziemlich dünn und vertieft sich zum Infundibulum, welches mit der Hypophyse in Beziehung tritt.

Vom Mittelhirnbläschen hatten sich auf einem ganz frühen Stadium ferner die Augenblasen ausgestülpt. Ihre Verbindung mit dem Mittelhirn wird zu einem dünnen Stiel, welcher den Tractus und Nervus opticus darstellt und seine Verbindung mit dem Mittelhirn auch fernerhin beibehält, denn der Tractus opticus geht in den lateralen Kniehöcker des Thalamus über.

Vom Mittelhirn nehmen ferner zwei unpaare, drüsige Organe ihren Ursprung: von der Decke die Zirbeldrüse oder Epiphyse, vom Boden die Hypophyse.

Die Zirbeldrüse entsteht schon sehr früh am hintersten Teil der Decke des Zwischenhirnbläschens, dicht an der Grenze des Mittelhirns, in Form einer handschuhfingerförmigen Ausstülpung.

Bei den Reptilien wächst diese Ausstülpung so in die Länge, dass sie durch ein Loch der Schädelkapsel (Foramen parietale) bis unter die Haut hervorragt. Der unter der Haut gelegene Abschnitt bildet sich zu einem Bläschen um, dessen äussere Hälfte eine der Augenlinse ähnliche Verdickung erfährt, während der entgegengesetzte Abschnitt grosse Aehnlichkeit mit der Retina hat. Man hält die Zirbeldrüse deshalb für ein rudimentäres, unpaares Parietalauge.

Bei den höheren Tieren bildet sich die erste Anlage der Zirbel in der Weise weiter aus, dass sie seitliche Sprossen treibt, welche in einzelne Follikel zerfallen die mit runden Zellen und im Alter mit dem sog. Hirnsand angefüllt sind.

Die Hypophyse geht aus zwei Anlagen hervor. Die eine ist eine Ausstülpung der Mundbucht (Fig. 26), die andere eine Ausstülpung des Bodens des dritten Ventrikels.

Die Mundbucht ist eine Einbuchtung des Ektoderms, welche dem nach vorn noch blind endenden Darmrohr entgegenwächst. Aus der Tiefe dieser Mundbucht entsteht nun eine Ausstülpung, welche sich von ihrem Mutterboden loslöst und das Hypophysensäckchen bildet. Dieses wird durch eine ihm entgegenwachsende Ausstülpung des dritten Ventrikel, der Spitze des Infundibulum, eingedrückt. Das Säckchen treibt schlauchförmige, hohle Sprossen, welche sich abschnüren. Ihre Gesamtheit, zusammen mit der Spitze des Trichters, bildet die Hypophyse.

Das Grosshirnbläschen.

Das Grosshirnbläschen ist eine Ausstülpung des primären Vorderhirnbläschens nach vorn. Seine Umwandlung ist die complicierteste bei der ganzen Gehirnentwickelung.

Das ursprünglich unpaar angelegte Grosshirnbläschen schnürt sich sehr bald dadurch, dass die in der Medianebene gelegenen Teile im Wachstum zurückbleiben (wie beim Rückenmark und beim Kleinhirn), in zwei Hälften, die beiden Hemisphärenbläschen. Ihr Hohlraum bildet die beiden Seitenventrikel, welche noch durch weite Oeffnungen unter einander und mit dem dritten Ventrikel communicieren.

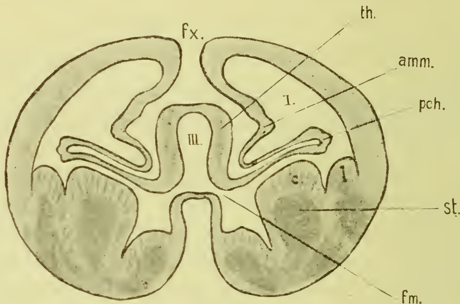
Die Hemisphären wachsen in allen ihren Teilen sehr stark, besonders nach hinten, so dass sie im Verlauf der Entwickelung allmählich der Reihe nach alle übrigen Gehirnteile überlagern.

Aber auch nach vorn wachsen sie immerhin so stark, dass der ursprünglich in der Medianebene gelegene vorderste Teil der Grosshirnwand in die Tiefe des Spaltes zwischen beide Hemisphären zu liegen kommt. Man nennt diesen Teil die Lamina terminalis. Sie bildet den vorderen Verschluss des dritten Ventrikels und unmittelbar hinter ihr

sind die seitlichen Zugänge aus dem dritten in die Seitenventrikel, die Foramina Monroi.

An jedem Hemisphärenbläschen unterscheiden wir zunächst auch den Boden von den Seitenteilen und der Decke. Den Boden bezeichnet man auch als Stammteil, die übrigen Teile als Mantel oder Pallium.

Die erste bedeutende Veränderung des Grosshirnbläschens besteht darin, dass der Stammteil sich bedeutend verdickt und einen in den Ventrikel weit vorspringenden Höcker bildet (Fig. 42), das



Figur 42.
Querschnitt durch das Gehirn eines Kaninchenembryo.
(Nach Mihalcovics).

I. Seitenventrikel
III. 3. Ventrikel
fx. Falx cerebri
th. Thalamus opticus
amm. Ammonswulst
pch. Plexus chorioideus
st. Corpus striatum
c. Nucleus caudatus
l. Nucleus lentiformis
fm. Foramen Monroi

Corpus striatum. Anfangs ist es eine einheitliche Bildung, später kann man an ihm einen medialen Abschnitt, den Nucleus caudatus, und einen lateralen, den Nucleus lentiformis unterscheiden. Der Nucleus caudatus ragt auch beim Erwachsenen noch frei in die Höhle des Seitenventrikels hinein; der Linsenkern ist ursprünglich zwar auch vom Ventrikel aus sichtbar, später aber verengt sich der Teil des Ventrikels, in den er hinein-

ragt, so stark, dass der Linsenkern dem Mantel unmittelbar anliegt.

Im Gegensatz zum Stammteil bleibt der Mantel im **Dicken**wachstum bedeutend zurück, denn er besitzt noch ziemlich spät eine ganz dünne Wand. Dafür dehnt er sich ganz bedeutend nach vorn und hinten aus. Da dem gegenüber der Stammteil stark zurückbleibt, so kommt es, dass der Mantel sich über ihn herüberstülpt (Fig. 41) und ihn schliesslich immer mehr überlagert. Zuerst setzt er sich als ein halbkugelförmiges Gebilde ab, später aber wächst er nach vorn und hinten, so dass er bohnenförmig, dann halbringförmig wird. Jetzt nennt man ihn auch Ringlappen. Von ihm leitet sich die Grosshirnhemisphaere ab.

Indem der Mantel über den Stammteil herüberwächst, setzt er sich von ihm durch eine Furche ab (Fig. 41, Sylv.), die erste Furche, die wir am Grosshirn kennen lernen, die **Fissura Sylvii**, welche später bekanntlich sehr tief einschneidet.

Der Mantel überlagert schliesslich den Stammteil so, dass letzterer am Gehirn nicht mehr von aussen, sondern nur im Grunde der Sylvi'schen Spalte, nach dem Zurückklappen der ihn überlagernden Mantelteile zu sehen ist; dann wird der Stammteil Insula Reilii genannt. Diese ist also weiter nichts als die äussere Fläche des Corpus striatum. Sticht man in die Insel ein, so kommt man erst in den Nucleus lentiformis, dann in den Nucleus caudatus, schliesslich in den Seitenventrikel.

Der Mantel besitzt eine laterale, gewölbte und eine mediale, ebene Fläche, welche dicht neben der der anderen Seite liegt. Zwischen den medialen Flächen beider Mäntel ist die in der Medianebene gelegene Mantelspalte.

Die nächste grosse Furche am Grosshirn ist die **Bogenfurche**. Sie entsteht an der medialen Seite des Mantels und ist daher von der Mantelspalte

aus zu sehen. Sie verläuft in einem Bogen, welcher genau der Krümmung des Ringlappens entspricht, von vorn nach hinten, dann nach unten und vorn umbiegend. Von den beiden Rändern der Bogenfurche bildet der untere einen etwas vorspringenden Wulst, den Randbogen.

Wiederum unterhalb des Randbogens entsteht, seiner ganzen Länge nach, von der medialen Mantelfläche eine Einstülpung in den Ventrikel, welche die Eigentümlichkeit hat, dass ihre Wand ganz dünn bleibt. Sie wird zur Tela chorioidea lateralis, welche sich am Foramen Monroi unmittelbar in die Tela chorioidea superior fortsetzt. Diese, durch die Einstülpung entstehende, ebenfalls bogenförmig verlaufende Furche nennt man auch Fissura chorioidea.

Wir haben also an der medialen Fläche der Grosshirnhemisphaeren 3 verschiedene Gebilde:

1. am meisten nach oben, die Bogenfurche;
2. ihre untere Begrenzung, den Randbogen;
3. unterhalb desselben, die Fissura chorioidea.

1. Die Bogenfurche.

Wenn an der Oberfläche des Mantels eine Furche entsteht, so muss dieser im Ventrikel eine Hervorragung entsprechen. Das ist die Ammonsfalte. (Fig. 42.) Sie erstreckt sich ursprünglich, wie die Bogenfurche, im Bogen durch die ganze Länge des Ringlappens. Verfolgt man sie nach hinten, so biegt sie, gemäss dem Ringlappen, nach unten und vorn um und geht dann in den Teil des Ringlappens über, welcher zum Gyrus hippocampi (Gyrus uncinatus) des Schläfenlappens wird. Die Uebergangsstelle ist der Uncus, die Ammonsfalte selber verdickt sich zum Ammonshorn, Pes hippocompi major, welches beim Menschen einen stark in das Unterhorn des

Seitenventrikels vorspringenden Wulst bildet, bei anderen Säugetieren sich aber, dem entwickelungsgeschichtlich ursprünglichen Verhalten gemäss, bis ganz weit nach vorn erstreckt.

2. Der Randbogen.

Dieser erhält, umgekehrt wie die Ammonsfalte, nur in seinem vorderen Abschnitt eine bedeutende Entfaltung. Hier verschmelzen nämlich die beiderseitigen Randbögen, es entwickeln in ihnen quer verlaufende Fasern und es wird aus ihnen der Balken, Corpus callosum. Dieser ist als eine Commissur beider Hemisphaeren aufzufassen.

3. Die Fissura chorioidea

geht mit ihrem oberen Rande in den Randbogen über (s. den Querschnitt Fig. 42). Diese Uebergangsstelle bildet sich zu einem weissen Markstreif aus welcher später unter dem Balken von vorn nach hinten verläuft und den Fornix darstellt. Im mittleren Abschnitt bildet dieser ein durch Verschmelzung entstandenes, unpaares Organ, das Corpus fornicis, welches nach vorn und hinten sich gabelt und die Crura fornicis ant. und post. darstellt.

Die vorderen Gewölbeschenkel liegen nicht dicht unter dem Balken, sondern es bleibt zwischen beiden ein grosses, dreieckiges Feld, welches späterhin das dünne Septum pellucidum darstellt, in dessen Innern, in der Medianebene als ein Spalt, unabhängig von den anderen Ventrikeln, der Ventriculus septi pellucidi entsteht.

Der Fornix erstreckt sich viel weiter nach hinten als der Balken, er setzt sich nämlich auf das ganze Ammonshorn fort und liegt diesem als Fimbria an. Unterhalb der Fimbria liegt der Plexus chorioideus lateralis.

Der Ringlappen bleibt keine einheitliche Bildung, sondern lässt die einzelnen Grosshirn lappen aus sich hervorgehen. Der vorderste Teil wird zum Stirnlappen, an dessen Basis als eine Verdickung der beim Menschen kleine, bei niederen Tieren aber um sehr viel grössere Riechlappen (Bulbus + Tractus olfactorius) entsteht. Der höchstgelegene Teil des Ringlappens wird zum Scheitellappen, der nach unten umgebogene Teil zum Schläfenlappen. Der Hinterhauptslappen ist eine Ausstülpung des Ringlappens nach hinten. Entsprechend der Gliederung der Lappen unterscheidet man auch am Seitenventrikel das Vorderhorn, die Cella media, das Unterhorn und das Hinterhorn.

Nachdem sich vom Ringlappen der Hinterhauptslappen ausgestülpt hat, entsteht an der medialen Wand desselben als ein Zweig der Bogenfurche die Fissura calcarina, welcher im Hinterhorn ein Vorsprung entspricht, das Calcar avis. In einem Winkel zu dieser Furche entsteht ferner die Fissura occipito-parietalis, als Grenze zwischen Scheitel- und Hinterhauptslappen.

Somit haben wir die Lappen des Grosshirns, ferner die 4 Haupt- oder **Primärfurchen**: die Fissura Sylvii, die Bogenfurche, die Fissura calcarina und die Fissura occipito-parietalis, wozu man als fünfte noch die Fissura chorioidea rechnen kann — ausserdem als die wichtigste Comissur den Balken kennen gelernt.

Es bleibt jetzt noch übrig, der **secundären**, weniger tiefen, **Furchen** oder Sulci Erwähnung zu thun. Bei ihnen gilt im Allgemeinen die Regel, dass sie um so tiefer einschneiden, je früher sie auftreten. Zu ihnen gehört der Sulcus centralis, calloso-marginalis, die Sulci frontales, temporales etc.

B. Das periphere Nervensystem.

1. Die Entwickelung der Spinalganglien.

Zu der Zeit, wo das Medullarrohr sich gerade geschlossen hat, bildet seinen dorsalen Verschluss ein Haufen runder, vom Ektoderm herstammender Zellen, welcher bald nach beiden Seiten hin auswächst und somit eine paarige Bildung zur Seite des Nervenrohrs darstellt; das ist die Anlage der Spinalganglien. Anfangs besteht eine ununterbrochene Ganglienleiste am Rücken des Embryo, später aber segmentiert sie sich und bildet einzelne hinter einander liegende Ganglien.

Dem dorsalen Ursprung der Ganglien entspricht es auch, dass beim Erwachsenen nur die hinteren Nervenwurzeln in dem Spinalganglion eine Station haben.

2. Die Entwickelung der Nervenfasern.

Die Frage nach der Herkunft der Nervenfasern ist noch nicht spruchreif. Thatsache ist nur, dass man auf frühen Stadien an Stelle der Nerven reihenweise angeordnete Zellen sieht. Die verschiedenen Anschauungen über diesen Gegenstand lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

1) Die Nervenfasern wachsen aus der zugehörigen Ganglienzelle heraus bis an ihre peripheren Endorgane. Die auf frühen Embryonalstadien im Verlauf der Nerven sichtbaren, reihenweise angeordneten Zellen sind Bindegewebszellen, welche die eigentliche Nervenfaser umgeben und die Schwannsche Scheide liefern. (His, Kölliker, Lenhossek u. a.)

2) Die Zellenreihen sind der direkte Ursprung der Nervenfasern; durch allmähliche Umwandlung aus den Zellen entstehen die Fasern, wie die Muskelfasern ja auch aus Zellen entstehen. (Balfour).

3) Die Nervenfasern sind (wie 1) Fortsätze der Ganglienzellen, aber sie wachsen nicht auf

einem späteren Embryonalstadium aus ihnen heraus, sondern sind schon von Anfang an, wenn das Centralnervensystem und die peripheren Endorgane noch dicht bei einander liegen, als protoplasmatische Verbindungen zwischen den Zellen vorhanden. (Hensen.)

Das Bell'sche Gesetz, dass die ventralen Nervenwurzeln motorisch, die dorsalen sensibel sind, erhält durch die Embryologie seine Erklärung. Denn die ventralen Wurzeln wachsen naturgemäss der in ihrer unmittelbaren Nähe gelegenen Muskelplatte entgegen und werden zu ihren motorischen Nerven, und die dorsalen Wurzeln verbreiten sich in der benachbarten Haut als sensible Nerven.

Die Kopfnerven entstehen ebenfalls teils als ventrale, teils als dorsale, mit einem Ganglion versehene Wurzeln. Die dorsalen sind: Trigeminus, Facialis - Acusticus, Glossopharyngeus - Vagus. Die ventralen sind: Oculomotorius, Trochlearis, Abduceus, Hypoglossus. Im Bereich der Kopfnerven erleidet das Bell'sche Gesetz folgende Modification (Wijhe'sches Gesetz):

I. Am Kopfe sind die dorsalen Nervenwurzeln nicht nur sensitiv, sondern innervieren auch die aus den Seitenplatten, nicht aber die aus den Ursegmenten stammenden Muskeln.

II. Die ventralen Wurzeln sind motorisch, innervieren aber nur die Muskeln der Ursegmente, nicht diejenigen der Seitenplatten.

XXII. Die Entwickelung der Sinnesorgane.

A. Die Entwickelung des Auges.

Die erste Anlage des Auges ist die Augenblase, welche als eine laterale Ausstülpung aus der Wand des primären Vorderhirnbläschens entsteht,

und zwar desjenigen Teiles desselben, welcher später zum Zwischenhirn wird. Anfänglich communiciert der Hohlraum der Augenblase noch weit mit dem des Zwischenhirns, später schnürt sich die Augenblase mehr ab und bleibt mit dem Zwischenhirn nur noch durch einen dünnen, hohlen Stiel, dem Augenstiel, in Verbindung.

Diese Augenblase erfährt nun eine Einstülpung, und zwar stülpt sich die ganze laterale, an das Ektoderm anstossende Fläche der Augenblase und die untere, der Gehirnbasis entsprechende Fläche der Augenblase und des Augenstieles ein. Auf diese Weise wird die Augenblase in den

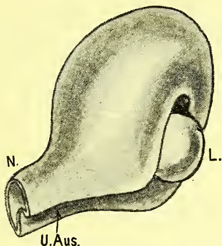


Fig. 43.
Totalansicht des Augenbechers. (Nach O. Hertwig).

L. Linse
N. Nervus opticus
U. Aus. untere, embryonale Augenspalte.

Augenbecher verwandelt, dessen Wand aus zwei Blättern besteht, die an der Umschlagsstelle in einander übergehen.

An der Oeffnung des Augenbechers kann man zwei Abschnitte unterscheiden:

1) den an das Ektoderm anstossenden Abschnitt. In ihn wächst vom Ektoderm her die Linse hinein. (Fig. 44.)

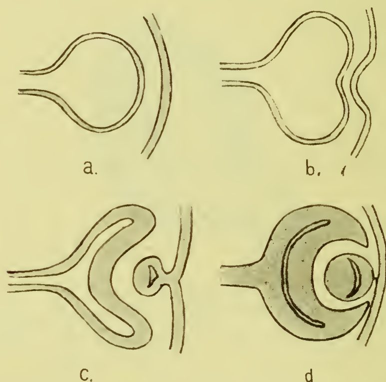
2) den an der Unterfläche der Augenblase gelegenen Abschnitt, den man auch die embryonale Augenspalte nennt. In diese wächst von unten

her der Glaskörper hinein. Die Ränder dieser Spalte verwachsen noch im Embryonalleben mit einander, so dass sie späterhin nicht mehr vorhanden ist.

Da sich die embryonale Augenspalte auch auf den Augenstiel fortsetzt, so besteht nach ihrem Verschluss der Augenstiel aus zwei in einander gesteckten Röhren, von denen die äussere sich in das äussere Blatt, die innere in das innere Blatt des Augenbechers fortsetzt.

Die Entwickelung der Linse.

An der Stelle, wo die Augenblase das Ektoderm berührt, entsteht eine Einbuchtung des Ektoderms



Figur 44.
Entwickelung der Linse.

in den Augenbecher hinein, die Linsengrube. Sie schnürt sich vom Ektoderm ab und bildet somit das Linsensäckchen (Fig. 44). An diesem unterscheidet man die vordere, die hintere Wand und die centrale Höhle.

Die Zellen der vorderen Wand flachen sich ab und bilden später das Linsenepithel.

Die Zellen der hinteren Wand dagegen wachsen

zu langen Fasern, den **Linsenfasern**, aus (Fig. 47). Sie verlängern sich so weit nach vorn, bis sie das Linsenepithel berühren und somit den Hohlraum des Linsensäckchens verschliessen. Am Linsenaequator gehen die Linsenfasern allmählich in das Linsenepithel über.

Die Linse ist von einer structurlosen Membran, der **Linsenkapsel**, umgeben. Um diese herum liegt wieder die **Gefässhaut** der Linse, welche Blutgefässe an die embryonale Linse bringt. Später verschwindet sie und ist somit die Linse gefässlos.

Aequator.

hinten

vorn

Figur 45.
Schnitt durch die embryonale Linse.

Auf die vorhandenen Linsenfasern lagern sich neue ab der Art, dass ihre Enden je eine dreistrahlige Figur (**Linsenstern**) an der vorderen und hinteren Linsenfläche bilden. Die Strahlen des vorderen Linsensternes fallen in die Zwischenräume der Strahlen des hinteren.

Die Entwickelung des Glaskörpers.

Durch die embryonale Augenspalte hindurch wuchert Bindegewebe mit einer Gefässschlinge in

den Augenbecher hinein. Dieses bildet sich durch eine eigentümliche Umwandlung zu einer durchsichtigen, gallertigen Substanz aus, welche den Glaskörper bildet. Dieser wird von vorn nach hinten durchzogen von der Arteria hyaloidea, deren vorderste Zweige die Gefässhaut der Linse versorgen. Später bleibt an Stelle der Arteria hyaloidea der Canalis hyaloideus im Glaskörper zurück.

Auch in den Teil der unteren Augenspalte, welcher dem Augenstiel angehört, geschieht die Einwucherung des Bindegewebes mit einem Gefäss. Auf diese Weise kommt mitten in den Augenstiel eine Arterie zu liegen, die spätere Arteria centralis retinae, welche sich nach vorn in die Arteria hyaloidea fortsetzt.

Die Ausbildung des Augenbechers.

Der Augenbecher hat eine doppelte Wand, deren einzelne Teile in den verschiedenen Abschnitten des Auges eine verschiedene Ausbildung erfahren.

1) Im Hintergrunde des Auges verdickt sich die innere Wand des Augenbechers und gestaltet sich allmählich zur Retina um. Die äussere Wand dagegen bildet eine einfache Lage schwarz pigmentirter Epithelzellen, in welche die Stäbchen und Zapfen der Retina hineinragen: die Pigmentschicht der Retina, die man auch schon zur Chorioidea rechnet. Mehr nach vorn zu mindern sich die Dickenunterschiede beider Blätter, und in einer gezackten Linie, der Ora serrata, geht die Retina in eine dünne Haut über, das ist

2) die pars ciliaris retinae. Sie wächst nicht in die Dicke, dafür dehnt sie sich aber flächenhaft aus und legt sich in zahlreiche, in das Innere vorspringende Falten, in welche sich bindegewebige Fortsätze hinein entwickeln. Sie bilden das Corpus ciliare.

3) Ein dritter, vorderster Abschnitt des Augenbechers wächst *vor* die Linse. Ursprünglich liegt ja der ganze Augenbecher *hinter* der Linse. Nun wächst aber der freie Rand desselben *vor* die Linse weiter, ohne sich jedoch vorn ganz zu schliessen. Er lässt vielmehr die *Pupille* vorn zwischen sich und bildet das Pigmentepithel der *Iris*. Diese wird noch durch ein bindegewebiges Stroma vervollständigt.

Die bindegewebigen Häute des Auges.

Die bindegewebige Hülle des Auges besteht aus zwei Häuten, der *Chorioidea* und der *Sclera*, welche sich in einfacher Weise aus dem Mesenchym entwickeln.

Die *Chorioidea* zeichnet sich durch eine stärkere Gefässentwickelung aus; die gröberen Gefässe liegen mehr nach der Sclera zu, die Schicht der feineren Gefässe (Membrana choriocapillaris) ist vom Pigmentepithel der Retina nur durch eine Basalmembran getrennt.

Weiter nach vorn setzt sich die Chorioidea in die bindegewebige Grundlage des Corpus ciliare fort, in welcher der *Brückesche Muskel* entsteht.

Die *äussere Augenhaut*, die *Sclera*, bildet eine straffe, bindegewebige Hülle. Nach vorn zu wachsen ihre Ränder frühzeitig vor der Pupille zusammen, und die Grundsubstanz nimmt eine durchsichtige Beschaffenheit an: es entsteht die *Cornea*. Zwischen ihr und der Iris bildet sich ein Hohlraum, die vordere Augenkammer.

Die Entwickelung des Sehnerven.

Der Sehnerv bildet sich aus dem Augenstiel. Wir hatten diesen in einem Stadium verlassen, wo er ein Rohr mit doppelten Wandungen bildete, in dessen Centrum die Arteria centralis retinae lag.

Wie nun in dem Augenstiel die Nervenfasern entstehen — ob durch Auswachsen der Zellen an Ort und Stelle, oder durch Auswachsen der Ganglienzellen der Retina, oder des Zwischenhirns, — ist noch nicht entschieden.

Die Hülle des Sehnerven ist doppelt; die innere vermittelt den Uebergang von der Chorioidea in die Pia mater, die äussere den von der Sclera in die Dura mater.

Die Entwickelung der Augenlider und des Thränenapparates.

Die Augenlider entstehen dadurch, dass die vor der Cornea gelegene Haut zwei Duplikaturen bildet, eine obere und eine untere, welche einander entgegenwachsen. Das äussere Blatt einer jeden Duplicatur bildet das Augenlid; das innere Blatt bildet zusammen mit der die Cornea und den angrenzenden Teil der Sclera überziehenden Haut die Conjunctiva, welche auf der Vorderfläche der Cornea sich zu einem mehrschichtigen Epithel reduciert, dem Corneaepithel.*)

Die freien Ränder der Lider wachsen einander entgegen und verschmelzen zu einer gewissen Embryonalzeit mit einander, um sich erst späterhin wieder zu trennen.

Im Augenlid entwickelt sich aus dem Bindegewebe der Augenlidknorpel, Tarsus; durch Einstülpungen der Haut am freien Rande der Lider entstehen die Meibomschen Drüsen.

Die Conjunctiva nimmt einen schleimhautartigen Charakter an; sie besteht aus zwei Blättern, von denen das eine der Hinterfläche des Lides, das andere der Vorderfläche des an die Cornea angrenzenden Teiles der Sclera anliegt. An der Stelle, wo beide Blätter oben in einander übergehen (dem Fornix

---

*) Das „hintere Corneaepithel“ dagegen ist bindegewebigen Ursprungs, ein „Endothel“.

conjunctivae), entsteht eine Einstülpung, welche durch Sprossenbildung die acinöse Thränendrüse liefert.

Als Anlage des späteren Thränenkanals ist beim Embryo zuerst eine Rinne, die Thränenrinne, sichtbar, welche vom medialen Augenwinkel nach der Nasenfurche zieht und in sie einmündet (Fig. 46).

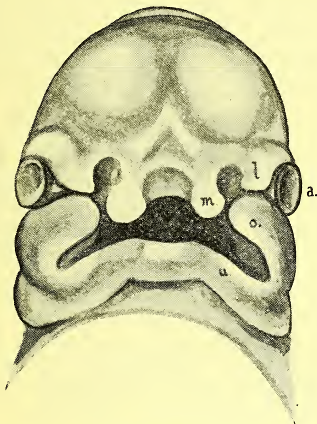


Fig. 46.
Frontalansicht des Kopfes eines menschlichen Embryo. (Nach His).
m. medialer Nasenfortsatz u. Unterkieferfortsatz
l. lateraler Nasenfortsatz a. Auge
o. Oberkieferfortsatz
Zwischen m. und l. die Nasengrube, zwischen l. und o. die Augennasenrinne, zwischen m. und o. die Nasenrinne.

Der oberhalb derselben gelegene Wulst ist der laterale Nasenfortsatz, der unterhalb derselben gelegene der Oberkieferfortsatz. Diese Rinne wuchert in die Tiefe und schnürt sich als Thränenkanal ab, welcher jetzt in die Nasenhöhle mündet.

Ihre ursprünglich einfache Oeffnung in den Augenwinkel teilt sich in die beiden Thränenröhrchen.

B. Die Entwickelung des Gehörorgans.

1. Die Entwickelung des Labyrinthes.

Der wesentlichste und ursprünglichste Teil des Gehörorganes ist das innere Ohr oder das Labyrinth. Seine erste Anlage ist ein Grübchen im Ektoderm, das Hörgrübchen, das dorsal von der ersten Schlundspalte, in der Gegend des Nachhirns entsteht (Tafel II, Fig. 9 gh.). Es vertieft sich, schnürt sich vom Ektoderm ab und stellt dann das Hörbläschen oder Labyrinthbläschen dar. Der

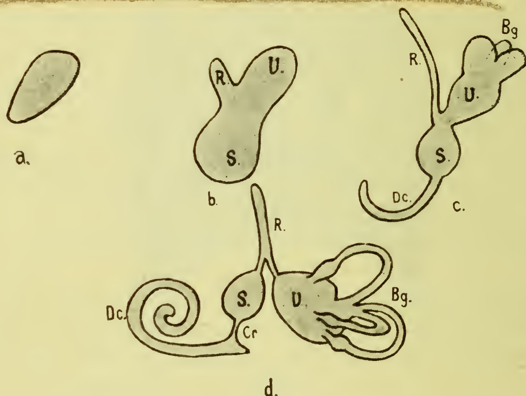


Fig. 47.
Schema der Entwickelung des Labyrinths.

R. Recessus labyrinthi
U. Utriculus
S. Sacculus
Bg. Bogengänge
Dc. Ductus cochleari
Cr. Canalis reuniens.

Stiel, durch den es zu Anfang noch mit dem Ektoderm in Zusammenhang steht, geht bei den höheren Wirbeltieren zu Grunde.

Das Gehörbläschen gliedert sich späterhin in einen unteren Abschnitt, den Sacculus, aus welchem die Schnecke entsteht, und einen oberen Abschnitt, den Utriculus, aus dem die Bogengänge ihren Ursprung nehmen.

Dies geschieht folgendermassen (Fig. 47):

Die Höhle des Hörbläschens ist anfangs etwa platt-kugelförmig; aus ihrer Wand entsteht eine schlanke Ausbuchtung nach oben, der Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus (b). Ihr gegenüber schnürt sich dann die Wand des Labyrinthbläschens ein (c), wodurch es in einen unteren und einen oberen Abschnitt zerfällt.

Der untere Abschnitt ist der Sacculus. Sein blindes Ende stülpt einen epithelialen Gang aus, welcher sich stark verlängert und dabei aufrollt. Das ist der Ductus cochlearis.*) Seine Verbindung mit dem Sacculus bleibt als ein sehr feines Röhrchen, der Canalis reuniens (Hensen) erhalten.

Aus dem oberen Abschnitt, dem Utriculus, entstehen drei breite, taschenartige Ausbuchtungen. Bei jeder derselben verkleben die Wände später derartig mit einander, dass vom Lumen nur der peripherste Teil als halbcirkelförmiger Canal bestehen bleibt. Die eine Mündung eines jeden derselben erweitert sich zur Ampulle.

Der zwischen Sacculus und Utriculus gelegene Abschnitt des Labyrinthbläschens bleibt ein enges Canälchen, in welches der Recessus labyrinthi einmündet, er bildet mit ihm zusammen eine Y-förmige Figur, bei der der längere Schenkel den Recessus darstellt; von den beiden kürzeren Schenkeln mündet der eine in den Sacculus, der andere in den Utriculus.

Der Nervus acusticus tritt schon frühzeitig an das Labyrinthbläschen heran und teilt sich in zwei Hauptzweige:

1) den Nervus vestibuli, welcher im Sacculus, im Utriculus und in den Ampullen der Bogengänge besondere Endigungen hat. Die Epithelzellen, mit denen der Nerv in Verbindung tritt, werden zu

*) Der Schneckengang bildet aber nicht eine in einer Ebene liegende Spirale, sondern er rollt sich schraubenförmig auf.

cylindrischen Zellen mit einem „Hörhaar“, zwischen denen sich schmale cylindrische Zellen als Stützzellen finden. Dieses Sinnesepithel bildet in den Ampullen die Cristae acusticae, im Sacculus und Utriculus die Maculae acusticae.

2) den Nervus cochlearis. Er bildet vor seiner Berührung mit dem Sinnesepithel ein Ganglion, welches schon zu einer Zeit, wo die Schneckenanlage erst eine kurze Ausstülpung aus dem Sacculus darstellt, neben derselben zu sehen ist. Mit der Verlängerung und Aufrollung des Schneckenganges verlängert sich auch das Ganglion und rollt sich mit auf, es bildet das Ganglion spirale.

Die Nervenfasern endigen in einem eigentümlichen Sinnesepithel, welches sich aus dem Epithel des Schneckenganges herausdifferenziert und das ebenfalls spiralig gewundene Cortische Organ darstellt; die Hörzellen liegen hier (auf einem Querschnitt) zu beiden Seiten zweier starrer Zellen, der Pfeilerzellen, welche schief gegen einander stehen und einen Tunnel zwischen sich fassen, der spiralig die ganze Schnecke durchläuft.

2. Die Entwickelung der Hüllen des inneren Ohres.

Die sämtlichen beschriebenen Anlagen des inneren Ohres werden von Anfang an umgeben von embryonalem Bindegewebe, welches sich sehr bald in zwei Lagen sondert: den epithelialen Wandungen liegt unmittelbar ein weiches, gallertiges Bindegewebe an, und dieses wird wiederum umgeben von einem festeren Bindegewebe, welches sich in Knorpel umbildet. Sowohl die gallertige Umhüllung wie die Knorpelkapsel stellen vergrösserte Ebenbilder des epithelialen Labyrinthes dar.

Das Gallertgewebe, welches zwischen dem Epithel und der Knorpelkapsel liegt, erfährt nun wiederum eine Differenzierung derart, dass die dem Epithel einerseits und dem Knorpel andererseits unmittelbar

anliegenden Schichten sich in fibrilläres Bindegewebe umwandeln, welche einerseits ein Substrat für den epithelialen Schneckengang, andererseits das Perichondrium für die Knorpelkapsel bilden, während die zwischen diesen beiden Schichten gelegenen Teile des Gallertgewebes vollkommen verflüssigt werden und dann einen mit Lymphe gefüllten (perilymphatischen)*) Hohlraum darstellen.

Auf diese Weise besitzen der Sacculus, der Utriculus und die Bogengänge

1) eine bindegewebige Umhüllung, mit der zusammen sie das häutige Labyrinth darstellen,

2) perilymphatische Hohlräume, welche alle mit einander communicieren,

3) eine Knorpelkapsel mit Perichondrium.

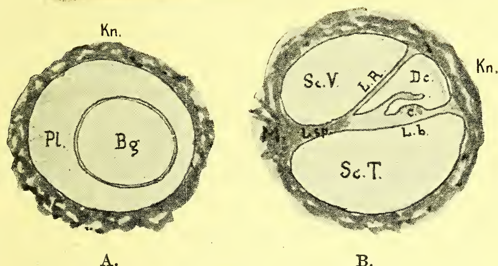


Fig. 48.
Schema der perilymphatischen Hohlräume (Querschnitte).
A. bei einem Bogengang. B. beim Schneckengang.

Bg. Bogengang
Pl. Perilymphe
Kn. Knorpel
Dc. Ductus cochlearis
c. Cortisches Organ

Sc. V. Scala vestibuli
Sc. T. Scala tympani
L. b. Lamina basilaris
M. Modiulus
Lsp. Lamina spiralis.

Zur völligen Ausbildung fehlt nur noch die Verknöcherung der Knorpelkapsel.

Die Veränderungen in der Umgebung des

*) Im Gegensatz zu den innerhalb der epithelialen Gebilde gelegenen Endolymphe.

Schneckenganges haben einige Besonderheiten. (Fig. 48, b.)

Er wird ebenfalls von einer Schicht fibrillären Bindegewebes umgeben. Auch liegt der Innenfläche der Knorpelkapsel eine Schicht faserigen Bindegewebes an.

Ausserdem entwickelt sich aber noch Bindegewebe in der Achse der Schnecke (Modiolus, Spindel) als Umhüllung für die eintretenden Nerven und Gefässe.

Der perilymphatische Hohlraum umgiebt den Schneckengang nicht allseitig, sondern

erstens liegt der Schneckengang mit der Convexität seiner Windungen auch späterhin überall dem umgebenden Gewebe dicht an;

zweitens aber ziehen von der Schneckenaxe Nerven und Gefässe bis an die Concavität der Schneckengangwindungen und sind hier ebenfalls von Bindegewebe umgeben, der Lamina spiralis.

Also weder an der Convexität noch an der Concavität des Schneckenganges ist Platz für einen perilymphatischen Hohlraum, sondern nur zu beiden Seiten.

Der perilymphatische Hohlraum der Schnecke wird also von zwei spiralig verlaufenden Kanälen zu beiden Seiten des Ductus cochlearis gebildet, der Scala tympani und der Scala vestibuli.

Die Scalae übertreffen an Weite des Lumens den Ductus cochlearis und drücken ihn derartig zusammen, dass er auf dem Durchschnitt ein dreiseitiges Lumen hat. Seine Grenzwand gegen die Scala tympani (Lamina basilaris) bildet die geradlinige Fortsetzung der Lamina spiralis und aus ihrem Epithel entsteht das Cortische Organ. Die Grenzwand gegen die Scala vestibuli dagegen (Reisnersche Membran) ist sehr dünn.

Die ursprüngliche Knorpelkapsel der Schnecke ist nicht schneckenartig gewunden, sondern umgiebt die häutige Schnecke als ein Ganzes. Erst später wächst eine spiralige Leiste zwischen die einzelnen Windungen hinein, die an ihrer Basis verknorpelt, sonst aber vorläufig bindegewebig bleibt. Dann erfolgt die Verknöcherung des ganzen Schneckengehäuses und, was besonders bemerkenswert ist, auch des Modiolus.

Es finden hier also zwei verschiedene Arten der Verknöcherung statt:

Die Knorpelkapsel und die spiralige Knorpelleiste verknöchern enchondral. Ihr Perichondrium — jetzt Periost — lagert mehrere Schichten compacter Knochensubstanz auf sie ab, so dass man späterhin die Spongiosa des Felsenbeines von der compacten Substanz des Schneckengehäuses abtragen kann.

Die Spindel und die bindegewebigen Scheidewände der Schnecke verknöchern aber direkt, ohne die Zwischenstufe der Verknorpelung.

3. Die Entwickelung des Mittelohres und des äusseren Ohres.

Die schallleitenden Apparate des Ohres, das Mittelohr und das äussere Ohr, entstehen aus der Begrenzung der ersten Schlundspalte. Diese ist eine Durchbrechung der Rachenwand nach aussen; bei höheren Wirbeltieren schliesst sie sich wieder ganz und es bleibt als Spur von ihr aussen und innen eine Rinne bestehen; aus der äusseren bildet sich das äussere Ohr, aus der inneren das Mittelohr.

Die innere Rinne oder der Sulcus tubotympanicus schliesst sich zu einem Gang, dessen eines Ende natürlich in die Rachenhöhle münden muss: der Tuba Eustachii. Aus dem anderen Ende bildet sich eine Ausbuchtung, welche zur Paukenhöhle wird. Ihr Lumen ist anfangs nur ein schmaler Spaltraum; unter dem Epithel ihrer

Wand ist eine dicke Schicht gallertigen Bindegewebes. Wenn dieses sich späterhin verdichtet, dann retrahiert sich die Wand der Paukenhöhle, ihr Hohlraum wird grösser, und die ursprünglich in dem Gallertgewebe gelegenen festen Teile gelangen so in die Paukenhöhle; sie sind — wie ein intraperitoneal gelegenes Organ vom Peritoneum — von der Schleimhaut der Paukenhöhle überzogen und durch Duplicaturen an der Wand der Paukenhöhle befestigt. Diese Gebilde sind die Gehörknöchelchen und die Chorda tympani.

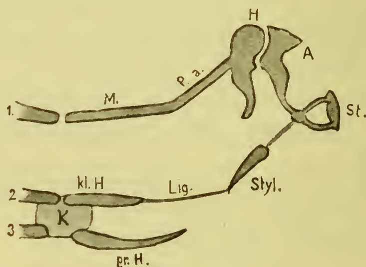


Fig. 49.

Schema der ersten drei Schlundbogenknorpel.

1, 2, 3 Region des 1., 2.. 3. Schlundbogenknorpels. 1. M. Meckelscher Knorpel; P. a. processus anterior mallei; H. Hammer; A. Amboss. 2. kl. H. Kleines Zungenbeinhorn; Lig. Ligamentum stylohyoideum; Styl. Processus styloides; St. Steigbügel. 3. gr. H. Grosses Zungenbeinhorn. K. Körper des Zungenbeins.

Die Gehörknöchelchen bilden sich aus den dorsalen Enden der in den ersten beiden Schlundbögen gelegenen Knorpel, und zwar aus dem Knorpel des ersten Schlundbogens erst der Ambos, dann der Hammer, dessen langer Fortsatz unmittelbar in den Rest des ersten Schlundbogenknorpels, den Meckelschen Knorpel, übergeht. Aus dem oberen Ende des zweiten Schlundknorpels bilden sich die Schenkel des Steigbügels; die Platte des letzteren ist aus der Knorpelkapsel des Labyrinthes gleichsam „herausgeschnitten“.

Die äussere Bucht, welche die erste Schlundspalte hinterlassen hat, wird zum äusseren Ohr. An ihren Rändern bilden sich mehrere Wülste, aus welchen die einzelnen Knorpel der Ohrmuschel und das Ohrläppchen entstehen.

Der Grund der Bucht, also die Verschlussstelle der ersten Schlundspalte, mit den angrenzenden Teilen der ersten beiden Schlundbögen bildet sich zum Trommelfell aus, welches den äusseren Gehörgang von der Paukenhöhle trennt. Seine dünne, membranartige Beschaffenheit erlangt es erst ziemlich spät.

Der äussere Gehörgang entsteht dadurch, dass beim weiteren Wachstum des Embryo die Ohrmuschel vom Trommelfell immer mehr abgezogen wird.

C. Die Entwickelung des Geruchsorgans.

Wie die erste Anlage des Gehörorgans, ist auch die des Geruchsorgans ein Grübchen im Ektoderm (Fig. 46); mit Ausnahme der Cyclostomen ist es bei allen Wirbeltieren paarig und liegt auf dem S. 59 beschriebenen Stirnfortsatz. Indem die vom Riechlappen kommenden Nervenfasern an dasselbe herantreten, wandelt sich sein Epithel in das Riechepithel um.

Das untere Ende des Geruchsgrübchens zieht sich zu einer Rinne aus, welche sich bis zum oberen Mundrande erstreckt: die Nasenrinne.

Durch die Anlage des Geruchsorgans wird der Stirnfortsatz in einen medialen und lateralen Abschnitt geteilt. Der mediale ist der innere Nasenfortsatz (Fig. 46, m), welcher von dem der anderen Seite durch eine seichte Furche getrennt wird; der laterale ist der äussere Nasenfortsatz (l), welcher nach unten zu durch die Thränenrinne (S. 139) gegen den Oberkieferfortsatz abgegrenzt ist.

Weiterhin verwachsen die Ränder der Nasenrinne zu einem Kanal, welcher zwei Oeffnungen hat:

1) öffnet er sich nach aussen an der Stelle, welche der ersten Anlage des Geruchsgrübchens entspricht: äussere Nasenöffnung;

2) mündet er durch die innere Nasenöffnung in die Mundhöhle; diese Oeffnung entspricht der vorher erwähnten Mündung der Nasenrinne in den oberen Rand des Mundes. Anfangs ist sie ein rundliches Loch, später streckt sie sich in die Länge und stellt einen Spalt dar, dessen Längsrichtung von vorn nach hinten*) verläuft.

Die beiden Anlagen des Geruchsorganes sind bisher durch die breiten inneren Nasenfortsätze getrennt; sie rücken aber im Lauf der Entwickelung einander immer näher, dadurch, dass sich die inneren Nasenfortsätze immer mehr verdünnen und schliesslich in eine unpaare, dünne Platte, die Nasenscheidewand, umgewandelt werden. Ausser der Verdünnung erfährt die Nasenscheidewand auch noch eine Verlängerung nach unten in die Mundhöhle hinein.

Beide Nasenhöhlen kommunizieren noch weit mit der Mundhöhle, bis sie durch die Entwickelung der Gaumenplatten von ihr geschieden werden. Diese entstehen an der Innenseite des Oberkieferfortsatzes als zwei horizontale Platten, zwischen deren medialen Rändern die embryonale Gaumenspalte gelegen ist. Später verschmelzen sie in der Medianebene, nur in ihrem vordersten Abschnitt bleibt ein die Nasen- und Mundhöhle verbindender Gang, der Stensonsche Gang, noch längere Zeit bestehen; er hinterlässt beim erwachsenen Menschen den Canalis incisivus.

Der untere Rand der Nasenscheidewand stösst

*) Die Richtungsbestimmungen in diesem Kapitel sind für den aufrecht stehenden Menschen gedacht.

beim Abwärtswachsen an die Gaumenplatte, und so sind jetzt die beiden Nasenhöhlen von einander und von der Mundhöhle vollständig geschieden. Die Nasenhöhlen münden durch die Choanen, die Mundhöhle durch den Isthmus faucium in den Pharynx.

Durch diese Vorgänge ist die Nasenhöhle in den Dienst des Respirationsapparates getreten, und die Ausbildung der Riechschleimhaut hat sich auf den obersten Teil der Nasenhöhle beschränkt (Pars olfactoria).

Die Nasenmuscheln sind Falten, welche an der lateralen Wand der Nasenhöhle noch während des Bestehens der embryonalen Gaumenspalte hervortreten und zur Vergrösserung der Oberfläche der Pars respiratoria dienen. Ihre bindegewebige Grundlage verknöchert später.

Die äussere Nase entsteht einfach dadurch, dass die Nasenfortsätze sich nach aussen immer mehr verdicken und allmählich die für die Nase charakteristische Form annehmen.

Zum Schluss soll noch des Jacobsonschen Organs gedacht werden, welches beim Menschen rudimentär ist, bei den höheren Säugetieren aber einen Teil des Geruchsorgans ausmacht und einen besonderen Zweig des Nervus olfactorius erhält. Seine erste Anlage ist eine Vertiefung an der Oberfläche des Geruchsgrübchens; sie wird späterhin zu einem blind endenden Schlauch, welcher dicht am unteren Ende der Nasenscheidewand, nahe der embryonalen Gaumenspalte (bezw. des Canalis incisivus) gelegen ist. Er erhält eine eigene Knorpelkapsel, den Jacobsonschen Knorpel.

XXIII. Die Entwickelung der Haut und ihre Anhangsgebilde.

1. Die Entwickelung der Haut.

Die Haut besteht aus einem epithelialen Teil, der Epidermis, und einem bindegewebigen, dem Corium (Cutis).

Die Epidermis entsteht aus dem Hornblatt, d. i. das gesamte Ektoderm, soweit es nicht zur Bildung des Nervenrohrs und der Sinnesorgane verwendet worden ist. Die Scheidung in eine Hornschicht und Schleimschicht (Stratum corneum und mucosum) macht sich schon frühzeitig bemerkbar, indem bei jungen Embryonen die Epidermis aus zwei Zellschichten besteht, von denen die äussere aus absterbenden, verhornenden Zellen besteht, die von der inneren Schicht aus immer wieder ersetzt wird. Später bestehen die beiden Schichten aus mehreren Zelllagen. Die verhornten Zellen kleben an der Oberfläche des Embryo fest und bilden die Hautschmiere, Vernix caseosa; zum Teil fallen sie auch ins Fruchtwasser.

Das Corium entwickelt sich aus dem Mesenchym. Seine Begrenzung gegen die Epidermis ist anfangs noch glatt, später bildet sie die Hautpapillen.

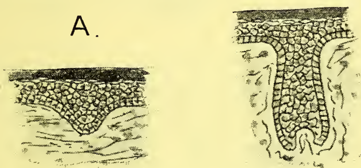
In dem unter dem Corium gelegenen Unterhautbindegewebe wandeln sich an den meisten Körperstellen die Bindegewebszellen allmählich in Fettzellen um.

2. Die Entwickelung der Haare.

Das Haar ist ein epidermoidales Gebilde. Die ersten Stadien der Haarentwickelung bestehen darin, dass die Schleimschicht der Epidermis in die Tiefe wuchert und einen Zapfen bildet, Haarkeim genannt. Dann wuchert das umgebende Bindegewebe mit einem Blutgefäss in das Ende des Zapfens

hinein und bildet die Haarpapille. Das den Haarkeim umgebende Bindegewebe ordnet sich zu regelmässigen Zügen um den Haarkeim an und bildet den Haarbalg.

Der Teil des Haarkeims, welcher die Papille unmittelbar überzieht, stellt den Bulbus dar. Durch Verhornung seiner Zellen entsteht das eigent-



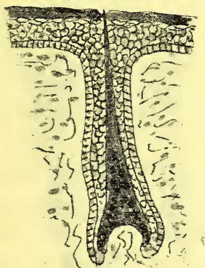


Fig. 50.
Entwickelung der Haare.

liche Haar. Die der Papille zunächst liegenden Zellen des Bulbus bilden das Muttergewebe für die der Epidermis näher liegenden, allmählich verhornenden Zellen des Haares. Durch Nachrücken immer neuer Elemente vom Bulbus aus kommt die Haarspitze der Oberfläche der Epidermis immer

näher und durchbricht sie schliesslich. Der ursprüngliche Haarkeim umgiebt jetzt den in der Haut gelegenen Teil des Haares und stellt die Wurzelscheide dar. Wie die Epidermis, sondert sie sich in eine dem Haar näher liegende, verhornte, innere Wurzelscheide und eine aus vermehrungsfähigen Zellen bestehende äussere Wurzelscheide. Die letztere setzt sich unmittelbar in die Zellen des Haarbulbus fort. An ihrem oberen Abschnitte treibt sie seitliche Knospen, welche zu den Talgdrüsen werden.

Wenn das Haar eine bestimmte Grösse erreicht hat, hört der Nachwuchs auf und es verliert seinen Zusammenhang mit den vermehrungsfähigen Zellen des Bulbus. Bald darauf entsteht ein neues Haar, — sei es auf derselben Papille wie das alte, sei es auf einer neuen, — und das alte Haar wird von dem nachwachsenden jungen aus der Wurzelscheide herausgeschoben und fällt aus.

Beim Foetus entstehen sehr feine Haare, die Wollhaare, Lanugo, welche beim Ausfallen in das Fruchtwasser geraten. Nach der Geburt fallen sie aus und werden allmählich durch gröbere ersetzt.

3. Die Entwickelung der Nägel.

Die erste Anlage des Nagels ist eine Epidermisschwiele, welche an den Enden der Finger entsteht (Urnagel) und sich bald sowohl dorsal wie volar von der übrigen Haut durch eine Rinne absetzt.

Die dorsale Seite dieser Schwiele bildet die Nagelplatte; sie ruht auf dem Nagelbett. Der ventrale Abschnitt bleibt beim Menschen ganz rudimentär und wird von der volar sich entwickelnden Fingerbeere überwuchert; andeutungsweise bleibt sie in dem Nagelsaum erhalten, welcher den Uebergang vom Nagelbett in die Finger-

beere vermittelt. (Bei Tieren wird die ventrale Anlage zum Sohlenhorn.)

Die Nagelplatte ist beim Embryo noch von einer dünnen Hornschicht, dem Eponychium, überzogen, welche später zu Grunde geht. Der Nagel wächst vom Nagelfalz aus in die Länge, vom Nagelbett aus in die Dicke.

4. Die Entwickelung der Hautdrüsen.

In der Haut entwickeln sich acinöse und tubulöse Drüsen.

Die acinösen sind die Talgdrüsen, welche sich meist an einem Haar, als Ausstülpung der äusseren Wurzelscheide entwickeln. An manchen Körperstellen, z. B. am Praeputium entstehen sie aber auch unabhängig von einem Haar, aus dem Stratum mucosum der Haut.

Die tubulösen Drüsen sind die Schweissdrüsen und die Ohrschmalzdrüsen. Sie stammen vom Stratum mucosum.

Eine dritte Art von Drüsen sind die Milchdrüsen. Der ursprünglichste Modus ist wohl der, dass sich an der Seitenfläche des Embryo (anfänglich sogar mehr nach dem Rücken zu) zwei längs verlaufende Epithelleisten bilden (Milchlinien), in welchen in regelmässigen Abständen sich das Epithel verdickt und je ein sog. Drüsenfeld darstellt. Von jedem Drüsenfeld wachsen Epithelzellenschläuche in das Unterhautbindegewebe hinein und bilden eine Milchdrüse. Beim Menschen kommen für gewöhnlich nur zwei Milchdrüsen zur Ausbildung. Beim Weibe bis zur Pubertät, beim Manne immer, sind sie nach dem tubulösen Typus gebaut; zur Zeit der Geschlechtsreife erst bilden sich beim Weibe Alveolen an den Enden der Drüsenschläuche (wie an der Lunge), welche das secernierende Epithel tragen. Die ausgebildete Milch-

drüse hat histologisch von allen Drüsen mit der Lunge die grösste Aehnlichkeit.

Die Brustwarze entwickelt sich erst nach der Geburt als eine Erhebung derjenigen Hautpartie, in welcher die Milchgänge ausmünden. Einige Tage nach der Geburt secerniert die Milchdrüse vorübergehend die sog. Hexenmilch.

Erklärung der Tafel I.

Die erste Entwickelung des Froscheies.

Fig. 1. Oberflächenansicht eines Froscheies im Beginn der Gastrulation. Im Bereich der halbmondförmigen Linie beginnen die Zellen in das Innere der Keimblase hineinzuwachsen. Ein in der Richtung der Linie a b geführter Schnitt durch dieses Stadium ist Fig. 5.

Fig. 2. Oberflächenansicht eines Froscheies am Ende der Gastrulation. Die vegetativen Zellen sind sämtlich in das Innere der Keimblase hineingestülpt bis auf den Dotterpfropf. (Dp). Ein in der Richtung der Linie a b geführter Schnitt durch dieses Stadium ist Figur 6.

Fig. 3. Oberflächenansicht eines Froscheies, bei dem die Medullarwülste auftreten. Der Urmund hat sich in zwei Oeffnungen zerlegt, von denen die vordere (Canalis neurentericus) vom hinteren Ende der Medullarwülste umfasst wird. Die hintere Oeffnung wird zum After.

Der vordere, sich bogenförmig schliessende Abschnitt der Medullarwülste ist die Anlage des Gehirns, der hintere Abschnitt die des Rückenmarks. Ein in der Richtung der Linie a b geführter Schnitt durch dieses Stadium ist Figur 7.

Fig. 4. Schnitt durch die Blastula. Bl Blastulahöhle, Rz Randzone.

Fig. 5. Schnitt durch Fig. 1. Umd dorsale Urmundslippe. Die Blastulahöhle (Bl) wird durch die hineinwachsenden Zellen eingeengt.

Fig. 6. Schnitt durch Fig. 2. Der kreisförmige Urmund ist zweimal getroffen und besteht aus der dorsalen

(Umd) und ventralen Urmundslippe (Umv). Bl die stark eingeengte Blastulahöhle.

Fig. 7. Schnitt durch Fig. 3. Mdr Medullarrinne, Mdw Medullarwulst, Mp Muskelplatte, Sp Seitenplatte; die beiden letzteren zusammen bilden mk das mittlere Keimblatt; ak äusseres, ik inneres Keimblatt. Mit letzterem noch in Zusammenhang Ch, Chorda dorsalis. D Darmrohr.

Tafel II.

Die erste Entwickelung des Hühnchens.

Figg. 1—3. Keimscheiben auf verschiedenen Entwickelungsstadien, von der oberen (dorsalen) Fläche gesehen.

Fig. 1 (nach Koller). (sr) Sichelrinne, das Analogon des Urmundes. Mit ihr in Zusammenhang steht der Sichelknopf (sk), der sich nach vorn allmählich zum Primitivstreifen auszieht. Dieser erscheint kurze Zeit später in

Fig. 2 als Primitivrinne. Auf diesem Stadium hat sich vor der Primitivrinne die Medullarrinne (Mr) angelegt; seitlich begrenzt wird sie von den beiden Medullarwülsten. Der vorderste Teil der Embryonalanlage hebt sich schon etwas von der Unterlage durch Bildung der Kopffalte (Kf). Vor dieser ist die vordere Amnionfalte (Amf) schon angedeutet. Vom mittleren Keimblatt erscheint die Muskelplatte als ein trüber Streif (Mp), der nach hinten bis zum vorderen Ende der Primitivrinne reicht und nach vorn sich in die einzelnen Urwirbel zu zerlegen beginnt. Der erste Urwirbel (1. Uw) ist schon deutlich abgesetzt, der zweite in Bildung begriffen.

Fig. 3. Die Keimscheibe hat sich in den hellen (H) und dunkelen Fruchthof (G + D) gesondert. Letzterer besteht aus dem Dotterhof (D) und dem Gefässhof (G). Die Grenze zwischen diesen bildet die Randvene (Sinus terminalis). Im Gefässhof unterscheidet man die Substanzinseln (si) und die zwischen ihnen liegenden weiten, mit einander communicierenden Blutgefässräume (blg). An ihrer Wand kleben noch Haufen roter Blutkörperchen zusammen, die Blutinseln (bli) bildend.

An der eigentlichen Embryonalanlage besteht ganz hinten noch ein Rest der Primitivrinne (pr). Er wird zum Teil umfasst vom hinteren Ende der Medullaranlage. An dieser unterscheidet man schon einen hinteren Abschnitt

(rm), der zum Rückenmark wird und einen vorderen, der die Gehirnanlage darstellt. Sie besteht erst aus drei, dann aus vier, schliesslich aus fünf hinter einander gelegenen Bläschen. Das vorliegende Stadium zeigt vier. vh ist das Vorderhirnbläschen.

Aus seinen beiden lateralen Ecken, welche schon jetzt etwas seitlich ausgezogen sind, wachsen die Augenblasen hervor. Sein vorderes Ende stülpt sich nach vorn aus und liefert das Grosshirnbläschen. Was dann vom Vorderhirn noch übrig geblieben ist, nennt man das Zwischenhirnbläschen.

mh ist das Mittelhirnbläschen. kh + nh bilden das Hinterhirnbläschen (hh), das sich schon in das Kleinhirnbläschen (kh) und das Nachhirnbläschen (nh) gesondert hat. Letzteres geht nach hinten unmittelbar in das Rückenmark über.

Es haben sich neun Urwirbel gebildet; hinten ist die Muskelplatte (mp) noch ungegliedert.

Man sieht auch das ventral gelegene Herz (h) hindurchschimmern, welches noch einen einfach gebogenen Schlauch darstellt, der sich nach hinten in die beiden Venae omphalo-mesentericae fortsetzt.

Fig. 4—9. Querschnitte durch Keimscheiben des Hühnereies.

Fig. 4. Querschnitt durch die Primitivrinne (Pr). Im Bereiche derselben wuchern die Zellen des Ektoderms nach unten und tragen zur Vergrösserung des mittleren Keimblattes bei. An diesem kann man schon die Muskelplatte (Mp) von der Seitenplatte (p M + v M) trennen. Letztere hat sich in zwei Blätter gespalten, das parietale (p M) und das viscerale Mittelblatt (v M), zwischen denen die spaltförmige Leibeshöhle liegt.

Fig. 5 ist ein Schnitt vor dem vorderen Ende der Primitivrinne, durch die noch offene Medullarrinne (Mrn).

Fig. 6 zeigt letztere schon zum Medullarrohr (Mr) geschlossen.

Fig. 7 zeigt die schon hoch erhobenen, seitlichen Amnionfalten, deren freier Rand mit Amf bezeichnet ist.

Fig. 8 u. 9 stellt zwei Stadien der Herzentwickelung dar. In Fig. 8 ist noch ein offenes Darmrohr (dr) und dementsprechend eine paarige Herzanlage vorhanden (h). In Fig. 9 ist das Darmrohr (d) geschlossen und hat sich die paarige Herzanlage zu einer unpaaren vereinigt (h), welche auf dem Schnitt etwas links von der Medianlinie gelagert ist.

Gemeinsame Bezeichnungen für Figg. 4—9.

Am Amnion.
Amf Amnionfalte.
Ao Aorta.
Bl Blutgefäss.
Ch Chorda dorsalis.
d Darmrohr.
Dr Darmrinne.
Dz Dotterzelle.
Ek Ektoderm.
En Entoderm.
gh Gehörgrübchen.
h Herz.
Lh Leibeshöhle.
Lh' extraembryonale Leibeshöhle.
Mp Muskelplatte.
Mr Medullarrohr.
Mrn Medullarrinne.
p M parietales Mittelblatt.
Pr Primitivrinne.
Spg Spinalganglion.
U Urnierenkanälchen.
Uwh Urwirbelhöhle.
v M viscerales Mesoderm.
Wg Wolffscher Gang.

Register.

Berichtigungen.

S. 33, Fig. 15 u. 16, sowie Tafel II, Fig. 4 u. 6 ist der mit Lh bezeichnete Strich um etwa 1 mm in die Figur hinein zu verlängern.

S. 58, in der Erklärung von Fig. 26, lies Hypophysentasche statt Hypophysentoche.

S. 60, in der Erklärung von Fig. 28, lies Kiemenbögen statt Kiembögen.

S. 104 ist Fig. 38 und Fig. 39 mit einander zu vertauschen.

Druck von J. S. Preuss, Berlin SW., Kommandantenstr. 14.

Tafel I.

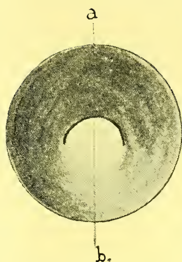


Fig. 1.

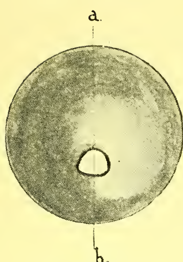


Fig. 2.

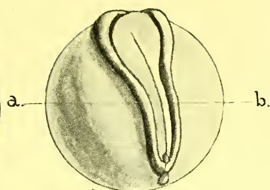


Fig. 3.

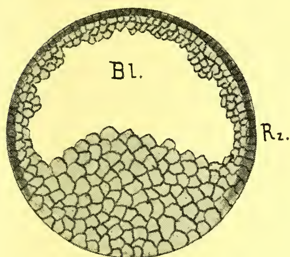


Fig. 4.

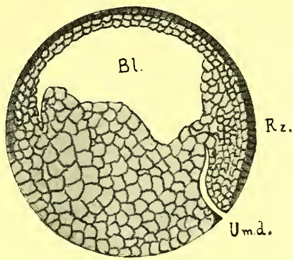


Fig. 5.

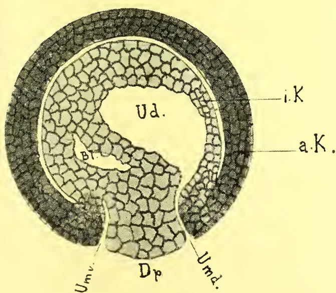


Fig. 6.

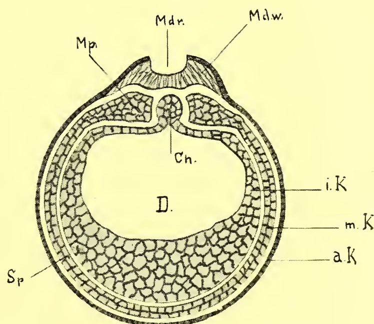


Fig. 7.

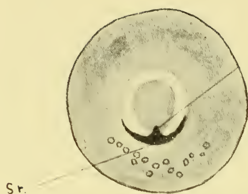


Fig. 1.

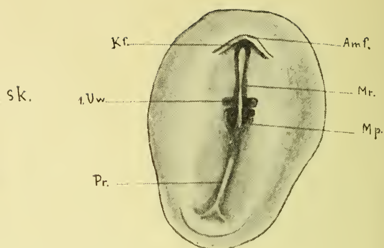


Fig. 2

v.h.
m.h.
h.
hh
kh
nh
bl.g.
si.
bl.
rm.
mp.
pr.
G.
H.
D.

Fig. 3.

Tafel II.

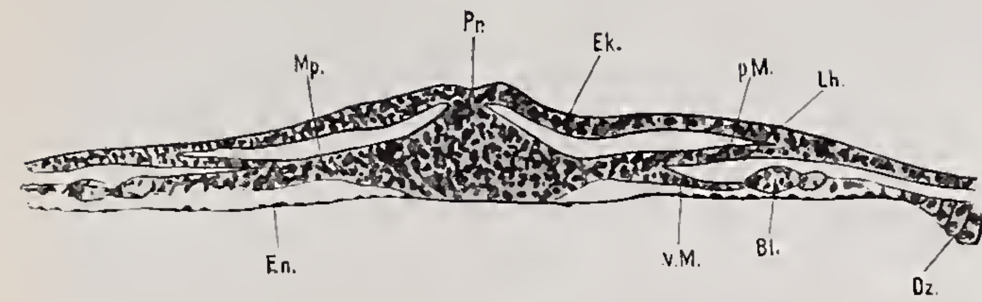


Fig. 4.

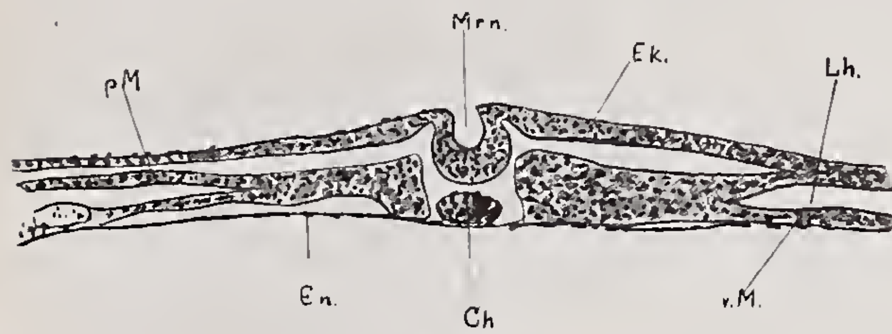


Fig. 5.

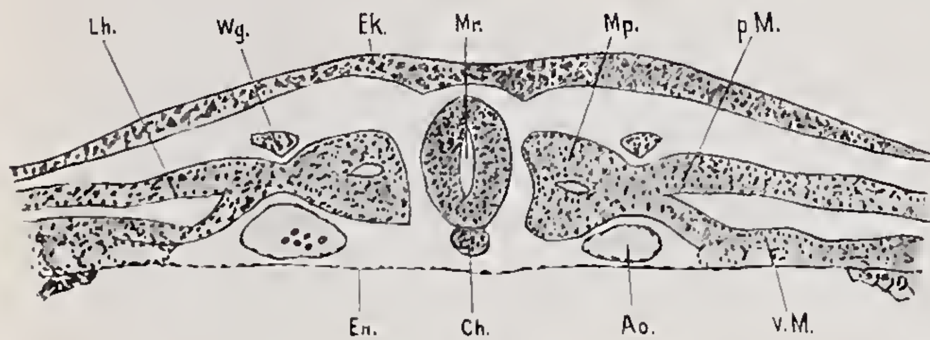


Fig. 6.

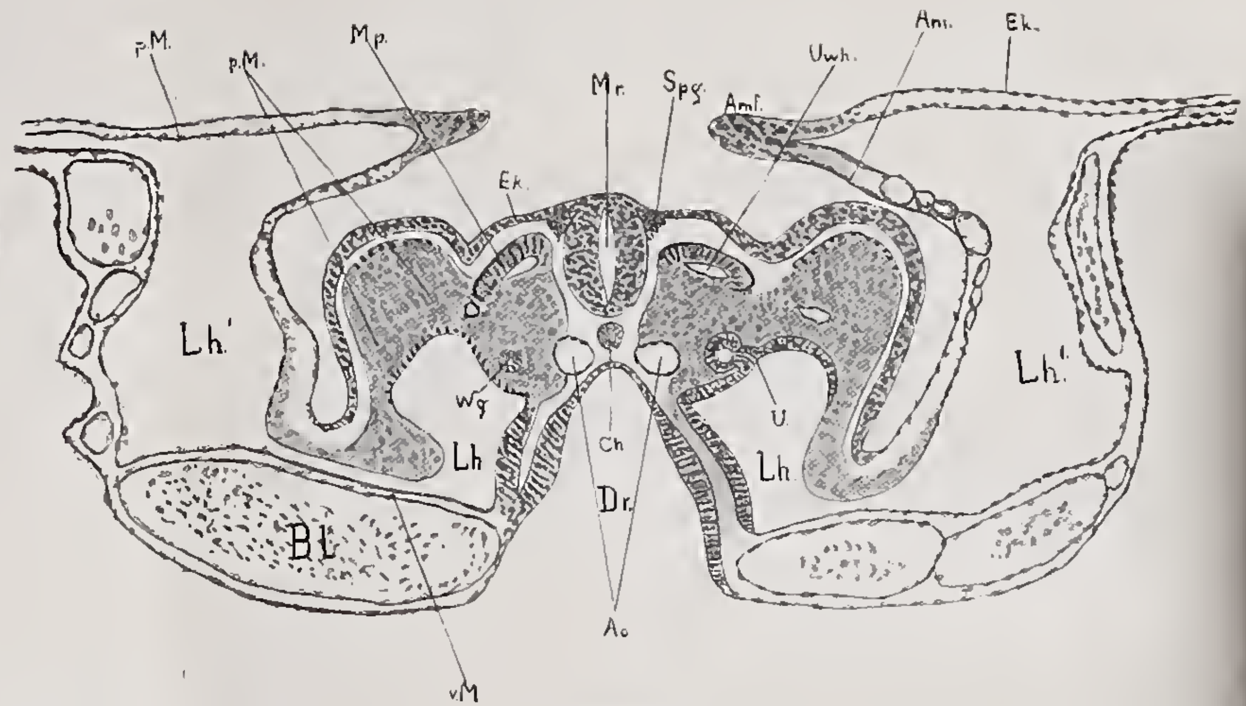


Fig. 7.

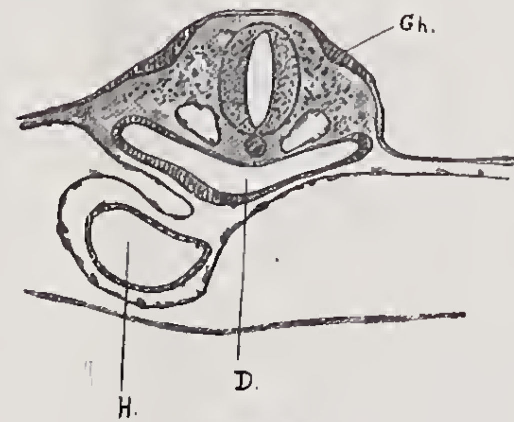


Fig. 8.

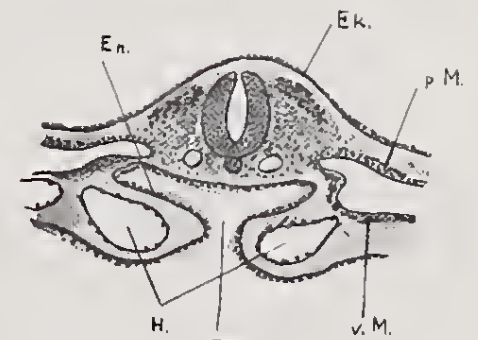


Fig. 9.